

INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX



UNIVERSITY OF HAWAII
LIBRARY
JUL 31 '56

COMITÉ DE RÉDACTION

P. H. CHRISTENSEN, K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ,
C. JUCCI, A. RAIGNIER, T. C. SCHNEIRLA, T. UCHIDA

Volume III - Juin 1956 - Numéro 2

MASSON & C^{ie} ÉDITEURS - PARIS

PUBLICATION PÉRIODIQUE TRIMESTRIELLE.

INSECTES SOCIAUX

Revue consacrée à l'étude de la Morphologie, de la Systématique et de la Biologie des Insectes sociaux.

Publiée sous les auspices de

L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

COMITÉ DE RÉDACTION

- P. H. CHRISTENSEN, Universitets Institut for almindelig Zoologi, Universitetsparken 3, Copenhagen, Denmark.
- K. GÖSSWALD, Institut für Angewandte Zoologie der Universität, Würzburg, Röntgenring 10, Würzburg, Deutschland.
- P.-P. GRASSÉ, Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 105, boulevard Raspail, Paris-VI^e, France.
- C. JUCCI, Istituto di Zoologia « L. Spallanzani », Pavia, Italia.
- A. RAIGNIER, 11, rue des Récollets, Louvain, Belgique.
- T. C. SCHNEIRLA, American Museum National History New-York (U. S. A.).
- T. UCHIDA, Zoological Institut Faculty of Sciences, Hokkaido University Sapporo, Japan.

PRIX DE L'ABONNEMENT POUR 1956

France et Union Française : **3 000 frs.**

Étranger { Dollars U. S. A. : **9,25.**
 { Francs Belges : **460.**

Également payable au cours officiel
dans les autres monnaies.

Prix spécial pour les membres de l'Union Internationale pour l'étude des Insectes sociaux.

France et Union Française : **2 000 frs.**

Étranger { Dollars : **5,75.**
 { Francs Belges : **286.**

Règlement : a) Chèque sur Paris d'une banque officielle.
 b) Virement par banque sur compte étranger.
 c) Mandat International.

ADMINISTRATION

MASSON et C^{ie}, Éditeurs
120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI^e

o o

SECRÉTAIRE

M. G. RICHARD
105, Boulevard Raspail, PARIS-VI^e

INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

SOMMAIRE

SUITE DES COMMUNICATIONS FAITES AU II^e CONGRÈS DE L'UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX. Wurzburg, 4 Avril 1955.

Communications.

Wirfstoffe der B-Gruppe in der Bienennahrung, von Anton KOCH und Ilse SCHWARZ.....	213
Die Reaktionen von vier Termitenarten in der Feuchtigkeitsorgel, von E. ERNST.....	229
Links and Gaps in the common castes of Termites, by A. L. PICKENS.....	233
La signification des reproducteurs aptères chez la Fourmi <i>Ponera Eduardi</i> Forel, par G. LE MASNE. I. Le polymorphisme des mâles chez les Fourmis.....	239
Termite mound building, by W. V. HARRIS.....	261
Observations on the inner structure of <i>Macrotermes gilvus</i> mounds in Java, by L. G. E. KALSHOVEN.....	269
Die Lüfterneuerung im Nest der Termiten <i>Macrotermes natalensis</i> (Haviland), von Martin LÜSCHER.....	273
Structures « atypiques » dans les nidifications souterraines d' <i>Apicotermes Lamani</i> Sj. (<i>Isoptera, Termitidæ</i>) mises en évidence par la radiographie, par Jules DESNEUX.....	277
Ricerche sulle chiandole endocrine nelle Termiti un nuovo campo di studio : La Endocrinologia comparata degli isotteri, par Carlo JUCCI.....	283
Einfluß der im Pollen enthaltenen Vitamine auf Lebensdauer, Ausbildung der Pharynxdrüsen und Brutfähigkeit der Honigbiene, von Erika BACK....	285
La construction sociale chez <i>Apis mellifica</i> , par Roger DARCHEN.....	293
Arbeitsteilung im Bienenschwarm, von Waltraud MEYER.....	303
The mechanisms of sex-ratio regulation in the (parastici) Hymenoptera, by J. E. FLANDERS.....	325
Methodik der Selektion der Honigbiene auf Langgrüsseligkeit, von G. GOETZE.....	335
Der Nachschaffungsinstinkt beim Bienenvolk, von H. GONTARSKI.....	347
Zur Frage der Spermaübertragung bei der Bienenkönigin, von Friedrich RUTTNER.....	351

Nouvelles de l'Union.

Compte rendu de l'Assemblée générale de la Section française de l'U. I. E. I. S., Paris, 11 février 1956	361
Travaux des membres de l'Union	365

INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

Comité de Rédaction :

P. H. CHRISTENSEN, K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ,
C. JUCCI, A. RAINIER, T. C. SCHNEIRLA, T. UCHIDA

TOME III

N° 2

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS
120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI^e

1956

SUITE DES COMMUNICATIONS
FAITES AU II^e CONGRÈS DE L'UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX
WURZBOURG : 4 Avril 1955

WIRKSTOFFE DER B-GRUPPE IN DER BIENENNAHRUNG

von

Anton KOCH und Ilse SCHWARZ

*Aus dem Zoologischen Institut München, Abt. Paul Buchner-Institut
für experimentelle Symbioseforschung (Deutschland).*

(Unserm verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Paul Buchner, zu seinem 70. Geburtstag
am 12. April 1956 gewidmet.)

Genau genommen ist der Begriff „Bienenbrot“ für den in die Waben eingestampften Blütenpollen nicht ganz richtig. Der Pollen ist zwar gewissermassen das „tägliche Brot“ für die heranwachsende Bienenbrut, aber hinsichtlich seines Nährwertes und seiner Bestandteile lässt er sich mit dem an Kohlenhydraten reichen, relativ eiweissarmen Brot, wie wir es täglich geniessen, nicht vergleichen! Vermöge seines sehr hohen Eiweissanteils und seines Fettgehaltes (s. MAURIZIO, 1954, Tab. 3 !), sowie seines Reichtums an lebenswichtigen Wirkstoffen ist der Blütenpollen die Quelle aller *Baustoffe* für den Bienenkörper. Eher kommt dem *Honig* die Rolle des „täglichen Brotes“ im Bienenvolke zu. Dank seines Zuckerreichtums ist er die *Betriebsstoffquelle* im Leben der Biene. So ist es verständlich, dass man den eiweiss- und wirkstoffarmen Honig jederzeit leicht durch Zucker ersetzen kann. Aber auf der Suche nach geeigneten Pollen-Ersatzmitteln stösst man begreiflicherweise auf ganz erhebliche Schwierigkeiten, denn es gibt kaum ein anderes Naturprodukt, das sich mit dem Wirkstoffreichtum des Blütenpollens messen kann. Sogar die an Wachstumsvitaminen so reiche Hefe und die Leber (1) werden vom Wirkstoffgehalt verschiedener Pollensorten noch übertroffen. Davon haben wir uns selbst in einer vergleichenden Wirkstoffanalyse überzeugt (KOCH und SCHWARZ, 1952 [54]).

(1) Noch unveröffentlicht.

Aber auch zwischen den einzelnen Pollenarten bestehen ganz erhebliche Unterschiede, auf welche erst kürzlich A. MAURIZIO (1954) in ihrer gründlichen Studie über die „Pollenernährung und Lebensvorgänge bei der Honigbiene“ mit besonderem Nachdruck hingewiesen hat. Doch schon vor ihr haben KOCHER (1942), PEARSON (1942), HAYDAK und PALMER (1942), KITZES und MITARBEITER (1943), VIVINO und PALMER (1944), sowie WEYGAND und HOFFMANN (1950) darauf aufmerksam gemacht, dass solche qualitativen Unterschiede zwischen den Pollen verschiedener Pflanzen bestehen. Aber alle diese Arbeiten haben teils nur einzelne Faktoren, wie Thiamin (KOCHER), Pantothensäure (PEARSON), Folsäure und Ascorbinsäure (WEYGAND und HOFFMANN) teils mehrere Komponenten, niemals aber den gesamten Vitamin B-Komplex erfasst. Dieser aber stellt ein unteilbares Ganzes dar, in welchem die einzelnen Teilfaktoren gleich einem komplizierten Räderwerk ineinandergreifen. Dass solche Korrelationen zwischen den einzelnen Gliedern des Vitamin B-Komplexes bestehen, ist schon lange bekannt, und seit man weiss, dass die meisten B-Vitamine Fermentbausteine sind, ist das auch nicht allzusehr zu verwundern.

Durch den von G. FRÖBRICH und K. OFFHAUS an unserm Institut ausgearbeiteten *Tribolium*-test sind wir heute in der Lage, 9 für das Insektenwachstum wichtige Teilfaktoren des Vitamin B-Komplexes mit ein und demselben Testorganismus, dem Reismehlkäfer (*Tribolium confusum*), auszutesten. Lediglich Meso-Inosit, der Muskelzucker, ist nach unseren bisherigen Erfahrungen für das Wachstum von *Tribolium* (und wohl auch für die übrigen Insekten) ziemlich belanglos und kann daher mit diesem Wachstumstest nicht erfasst werden.

Es erschien uns daher lohnend, auf vergleichender Basis den Wirkstoffgehalt des Blütenpollens zu untersuchen und so nicht nur die bestehenden Lücken auszufüllen, sondern darüber hinaus auch noch möglichst viele, bisher noch nicht geprüfte Blütenpollen zu analysieren.

Als wir vor 3 Jahren diese Pollenanalysen in Angriff nahmen, hatten wir schon recht auffällige Unterschiede in der Wachstumsaktivität und im Vitamingehalt von *Pollengemischen* festgestellt, wie sie von den Bienen eingetragen werden. Wir benützten für diese Zwecke in erster Linie „Höselpollen“, der mit Hilfe der Pollenfallen nach Böttcher unschwer in grösseren Mengen gewonnen werden kann. Allerdings waren wir auch da bemüht, durch Aussortieren nach Farbe die einzelnen Pollensorten zu trennen, wenn wir uns auch bewusst waren, dass auf diese Weise nur eine ganz grobe Sonderung in einzelne Gemischkategorien möglich ist. Ausserdem wurde fertiges „Bienenbrot“, also bereits in den Waben eingestampfter, deponierter Pollen verwendet. Für den praktischen Imker sind vielleicht gerade solche Untersuchungen der natürlichen Bienen-nahrung von grösserem Interesse.

Tabelle I illustriert recht gut die qualitativen Unterschiede zwischen Höselpollen und Bienenbrot verschiedener Provenienz. Dabei fällt auf, dass Pantothensäure, β -Biotin und ein für die Umwandlung der *Tribolium*-

puppe zur Imago lebensnotwendiger Faktor TIF, durchaus nicht in allen Pollenproben in ausreichendem Masse vorhanden sind.

So interessant die Analysen des von den Bienen gesammelten Pollens auch sein mögen, für eine exakte Wertung des Wirkstoffspektrums des Blütenpollens kann nur einheitlich reiner, von der Hand gesammelter Blütenstaub in Frage kommen. Trotz der bekannten „Blumenstetigkeit“ der Bienen enthalten die Pollenhöschchen ja immer einen mehr oder minder grossen Prozentsatz anderer Pollenarten. Dem von Natur aus meist etwas klebrigen Pollen mischt die Biene ferner beim „Höseln“ stets ein kleines Tröpfchen Nektar oder Honig, sowie etwas Speichelsekret (BEUTLER u. OPFINGER, 1949) bei, und es findet noch „während des Höselns eine Inversion der nicht reduzierenden Zuckerarten statt“ (MAURIZIO, 1954). Im Stock gehen dann in der Pollenmasse bakterielle Gärungsprozesse vor sich, die eine Anreicherung von Milchsäure im eingestampften Pollen zur Folge haben (VELICH und SVOBODA cit. n. MAURIZIO, 1954). Ob sich bereits während dieser ersten Zeit der Vitamingehalt des Pollens nennenswert verändert, ist unseres Wissens noch nicht untersucht worden. Wir glauben aber, dass dies kaum der Fall sein dürfte. Aber bei längerem Lagern geht ein gewisser Teil der Wachstumswirkung des Pollens verloren (GONTARSKI, 1954 ; KOCH u. SCHWARZ, 1952 [54]), vor allem die Aktivität der Pantothensäure, des Pyridoxins, der Folsäure und des Riboflavins sinkt ab. (Tab. I.) Dieselbe Erscheinung haben wir für sämtliche Vitamine bei über 2 Jahre lang gelagerter Futterhefe (*Torulopsis utilis*) beobachten können. (Tabelle II.) Am empfindlichsten scheinen die Pantothensäure, β -Biotin, Riboflavin, der Imagofaktor, sowie Folsäure und Nicotinsäureamid (1) zu sein. Auch bei Weizenmehl haben wir solche Alterungsercheinungen beobachtet.

Um alle derartigen Fehlerquellen und Störungsfaktoren nach Kräften auszuschalten, haben wir für unsere vergleichenden Wirkstoffanalysen des Blütenpollens reinen von der Hand gesammelten Pollen verwendet. Beim Sammeln unseres Materials gingen wir, ohne zunächst Rücksicht auf die „Immenblumen“ zu nehmen, von praktischen Gesichtspunkten der leichten Gewinnung aus. Steinklee, Rotklee, Phacelia, Löwenzahn und andere beliebte Futterpflanzen mussten zunächst aus solchen Gründen ausfallen. Das Ergebnis dieser vergleichenden Wirkstoffanalyse ist in Tabelle I, S. 10 unserer Arbeit (SCHWARZ u. KOCH, 1954) zusammengestellt.

Drei Dinge scheinen dabei von wesentlichem Interesse zu sein :

1. lassen sich ganz erhebliche qualitative und quantitative Unterschiede in der Zusammensetzung des Blütenstaubes der verschiedenen Pflanzenfamilien feststellen. Damit harmonieren in bester Weise die Befunde von MAURIZIO (1954), nach denen auch für die Honigbiene die Pollen verschiedener Pflanzen von recht unterschiedlicher biologischer Wirksamkeit sind.

2. fällt auf, dass die Pantothensäure, jenes Wachstumsvitamin, das im Königinfuttersaft erheblich höher dosiert ist als im Pollen, in

(1) GONTARSKI (1954) führt den auffallenden Verlust von B_1 u. Nicotinsäureamid auf das Wachstum von Mikroorganismen zurück !

TABELLE I

	β -Biotin.	Pantothen- säure.	Thiamin (B ₁).	Riboflavin (B ₂).	Pyridoxin (B ₆).	Nicotin- säureamid.	Folsäure.	Cholin- chlorid.	TIF
Hösepollen gemischt frisch	x x x	x x x	x x x	x x x	x x x	x x x	x x x	x x x	+
Hösepollen gemischt alt	x x x	x x x	x x x	x x x	x	x x x	x x x	x x x	+
Hösepollen Nr. 5 Rotklee-Buche	x x x	x x x	x x x	x x x	x x x	x x x	x x x	x x x	+
Hösepollen Nr. 10 Leguminosen	x x x	x x x	x x x	x x x	x x x	x x x	x x x	x x x	○
Bienenbrot (53) Rotklee	○	○	x x x	x	x	x x	x x x	x x x	○
Bienenbrot Nr. 9 (52) <i>Crucif.</i> , Roskastanie	x x x	○	x x x	x x x	x x x	x x x	x x x	x x x	○
Bienenbrot Nr. 14 (52) <i>Crucif.</i> , <i>Oenothera</i> , Compositen Serratulapyp	x x x	○	x x x	x x x	x x x	x x x	x x x	x x x	+
Bienenbrot Nr. 15 20 % <i>Epilobium</i> 80 % <i>Trifolium</i>	x	○	x x x	x x x	x x x	x x x	x x x	x x x	+

Zeichenerklärung für Tabelle I-VI :

x x x x besonders hoher Wirkstoffgehalt.
 x x x hoher Wirkstoffgehalt.
 x x x noch guter Wirkstoffgehalt.
 x x x geringer Wirkstoffgehalt.

○ unzureichend, resp. fehlend.

— Test steht noch aus.

+ vorhanden.

+ wirkt giftig, sämtliche Larven im Versuch eingegangen.

TABELLE II

	β -Biotin.	Pantothen- säure.	Thiamin (B ₁).	Riboflavin (B ₂).	Pyridoxin (B ₆).	Nicotin- säureamid.	Folsäure.	Cholin- chlorid.	TIF
Hösepollen 5 Roflee, Buche	× × ×	× × × × ×	× × × × ×	× × × × ×	× × × × ×	× × × × ×	× × × × ×	× × × × ×	+
Futterhefe frisch (<i>Torulopsis utilis</i>)	× × × ×	× × × ×	× × × ×	× × × ×	× × × ×	× × × ×	× × × ×	× × × ×	+
Futterhefe 2 J. alt	○	○	× ×	○	× ×	×	×	×	○
<i>Corylus avellana</i> handgesammelt	× ×	○	× × × ×	× ×	× × × ×	× × × ×	× × × ×	× × × ×	○
<i>Alnus glutinosa</i> handgesammelt	× ×	○	× × × ×	×	× × × ×	× × × ×	× × × ×	× × × ×	○
<i>Pinus silvestris</i> handgesammelt	× × ×	○	○	×	× × × ×	×	× × × ×	× × × ×	○
<i>Abies spec. I</i> handgesammelt	× × ×	× × × ×	× × × ×	× × ×	× × × ×	× × × ×	× × × ×	× × × ×	○
<i>Papaver orientale</i> handgesammelt	× × × ×	× × × ×	× × × ×	× × ×	× × × ×	× × × ×	× × × ×	× × × ×	+
<i>Papaver orientale</i> Kronblätter	× × × ×	× × ×	× × ×	× ×	× × × ×	× × × ×	× × × ×	× × × ×	+

TABELLE III
WIRKSTOFFGEHALT VON REINEM BLÜTENPOLLEN.

[illegible]

17	<i>Plantago media</i> L.	V-IX	x	x x x	x x x	x							+ x x x x o
18	<i>Pinus silvestris</i> L.*)	V-VI	x x x	o		x							o x x x x x x
19	<i>Ranunculus acer</i> L.*)	V-X	x	o	x x x	x							o x x x x x x
20	<i>Sambucus nigra</i> L. 1953 1954	VI, VII	x x x x x x	x	x x x x x x	x x							o o x x x x x x x x x x x x
21	<i>Secale cereale</i> L.	V, VI	o	x	x x x x x x	x x x							o — x x x x x
22	<i>Solidago canadensis</i> L.	VIII-XI	x	o	x x x x x x	x							+ x x x x x x
23	<i>Tilia platyphyllos</i> Scop.*)	VI, VII	x x x	o	x x x x x x	x x x							o x x x x x x
24	<i>Trollius europaeus</i> L.*)	V, VI	x x	o	x x x x x x	x							o x x x x x x
25	<i>Tulipa gesneriana</i>	VI, V	x x x	o	x x x x x x	x x x							o x x x x x x
26	<i>Zea mays</i> L.	VII-VIII	o	x x x	x x x x x x	x x x							o x x x x x x
28b	B) 10 mg/1 g MD <i>Aesculus hippocastanum</i> L.	(IV), V	x x x	o	x x x x x x	x							o x x x x x x
12b	<i>Hieracium mantegazzianum</i> Sommer et Levier	VII-VIII	x	o	x x x x x x	x x x							o x x x x x x
15b	<i>Plantago lanceolata</i> L.	V-IX	x	o	x x x x x x	x							o x x x x x x
16b	<i>Plantago maior</i> L.	VI-X	o	o	x x x x x x	x							o x x x x x x
56b	<i>Rumex spec.</i>	V-VII	o	o	x x x x x x	x							o x x x x x x

Anmerkung: Die mit *) bezeichneten Pollenproben wurden 1954 gesammelt und getestet.

41	<i>Iris germanica</i> hybr.	V, VI	+○○○+○	○○+	○○+	○	+○○○	+	○○○○○+○	+○○○
42	<i>Lamium album</i> L.	V-VIII	×	×	×	×	×	×	×	×
43	<i>Ligustrum vulgare</i> L.	(V), VI, VII	×	×	×	×	×	×	×	×
44	<i>Lonicera caprifolium</i> L.	V-VII	×	×	×	×	×	×	×	×
45	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	VI-VIII	×	×	×	×	×	×	×	×
46	<i>Malus communis</i> L.	V-VI	×	×	×	×	×	×	×	×
47	<i>Narcissus pseudonarcissus</i> L.	III, IV, V	×	×	×	×	×	×	×	×
48	<i>Nymphaea alba</i> L.	VI-IX	×	×	×	×	×	×	×	×
49	<i>Oenothera biennis</i> L.	VI-IX	×	×	×	×	×	×	×	×
50	<i>Philadelphus coronarius</i>	V-VI	×	×	×	×	×	×	×	×
51	<i>Phlox paniculata</i> L.	VII	×	×	×	×	×	×	×	×
52	<i>Pirus communis</i> L.	IV-V	×	×	×	×	×	×	×	×
53	<i>Primula elatior</i> L.	III-V	×	×	×	×	×	×	×	×
54	<i>Ranunculus acer</i> L.	V-X	×	×	×	×	×	×	×	×
55	<i>Robinia pseudacacia</i> L.	VI	×	×	×	×	×	×	×	×
56	<i>Rosa canina</i> L.	VI	×	×	×	×	×	×	×	×
57	<i>Rumex spec.</i>	V-VIII	×	×	×	×	×	×	×	×
58	<i>Sagittaria spec.</i>	VIII-IX	×	×	×	×	×	×	×	×
59	<i>Salvia pratensis</i> L.	IV-V	×	×	×	×	×	×	×	×
60	<i>Sambucus nigra</i> L.	V-VIII	×	×	×	×	×	×	×	×
61	<i>Scilla bifolia</i> L.	VI, VII	×	×	×	×	×	×	×	×
62	<i>Solanum lycopersicum</i> L.	III, IV	×	×	×	×	×	×	×	×
63	<i>Solanum tuberosum</i> L.	VII-X	×	×	×	×	×	×	×	×
64	<i>Springa vulgaris</i> L.	VI-VIII	×	×	×	×	×	×	×	×
65	<i>Tilia platyphyllos</i> Scop.	IV-V	×	×	×	×	×	×	×	×
66	<i>Triticum vulgare</i> L.	VI-VII	×	×	×	×	×	×	×	×
67	<i>Viburnum lantana</i> L.	VI	×	×	×	×	×	×	×	×
68		IV-V	×	×	×	×	×	×	×	×

TABELLE VI

		mg/g Diät.	β -Biotin.	Pantothensäure.	Thiamin (B ₁).	Riboflavin (B ₂).	Pyridoxin (B ₆).	Nicotinsäureamid.	Folsäure.	Cholinchlorid.
<i>Antirrhinum maius</i> L.	P	10	×	×	×	×	×	—	×	—
	A	50	†	†	†	†	†	†	†	†
<i>Digitalis purpurea</i> L.	P	10	×	○	○	×	○	×	×	—
	A	50	†	†	†	†	—	†	—	—
<i>Ranunculus acer</i> L.	P	50	×	○	×	×	×	×	×	×
	A	50	† p.	† p.	† p.	×	†	† p.	†	† p.
<i>Colchicum autumnale</i> L.	P	10*	†	†	×	×	†	† p.	†	†
	A	50	†	†	†	†	†	†	†	†

* Anmerkung : bei 50 mg/g Pollenzusatz in allen Diäten Giftwirkung !

relativ vielen Pflanzen mit unseren Testen nicht nachweisbar ist, und dass

3. der *Tribolium*-Imago-Faktor (TIF), der z.T. mit Carnitin, dem Vitamin B₇ FRAENKELS identisch ist, in den meisten von uns geprüften Pollen fehlt.

Besonders gute Pantothensäurequellen sind Mohn, Gladiolen, eine nicht genauer determinierte Tannenart, *Crocus, albiflorus* und 2 Wegericharten (*Pl. media* und *Pl. maior*). β -Biotin dagegen ist viel weiter verbreitet, wenn auch oft nur in schwächeren Dosierungsgraden. Tanne, Weiss- und Rothuche, Rosskastanie, Mohn, *Crocus*, Gladiole (siehe Tabelle III u. V) sind ertragreiche Biotinlieferanten.

Um unsere Untersuchungen auf eine breitere Basis zu stellen, haben wir von solchen Pflanzen, deren Pollen schwer in genügenden Mengen zu gewinnen war, auch ganze Antheren in unsere Untersuchungen mit einbezogen (siehe Tabelle VI). Selbstverständlich sind diese Ergebnisse an über 40 verschiedenen Pflanzen nur mit gewissen Vorbehalten zu werten, da sich das Gewebe der Staubbeutel und der Filamente in positiven und manchmal auch in negativem Sinne bei der Auswertung bemerkbar machen kann. In Tabelle V sind für 6 verschiedene Pflanzen die Werte für Pollen (P) und Antheren (A) vergleichsweise zusammengestellt. Während bei *Crocus* und *Tilia* sich die Wirksamkeit der Vitamine von Pollen und ganzen Antheren kaum unterscheidet, übertrifft der Gladiolenpollen (obwohl viel schwächer dosiert !) in allen 8 Vitaminen die Wirksamkeit

der Antheren, und umgekehrt vermissen wir bei kursiv β -Biotin und Pantothensäure in den Pollen, während diese beiden Wirkstoffe in den Antheren reichlich vorkommen.

Noch eindrucksvoller ist dieser Vergleich bei solchen Pflanzen, deren Antheren an *Tribolium* verfüttert (10, resp. 50 mg/g Diät) den Tod aller (*Colchicum*, *Digitalis*, *Antirrhinum*) oder der meisten (*Ranunculus*) Versuchstiere verursacht. Der Pollen von *Antirrhinum* und *Ranunculus* z. Bsp. ist nicht giftig, jener von *Digitalis* scheint auch nicht sehr giftig zu sein, wenn er auch für alle Vitamine schlechte, bezw. ungenügende Werte ergibt. Der Blütenstaub der Herbstzeitlose, die zwar von Bienen und *Eristalis* befliegen wird, ist für *Tribolium* giftig, sofern er in der höheren Dosierung von 50 mg/g Diät verabreicht wird. Nimmt man dagegen stärkere Verdünnungen, so bekommt man noch in den Testdiäten für B₁ und B₂ eine, wenn auch verzögerte Entwicklung der meisten Tiere, während in allen übrigen Diäten fast alle Larven zugrunde gehen. (Tabelle IV.)

Trotz dieser Unterschiede, die sich da und dort im Vitamingehalt von Pollen und Staubbeuteln ergeben haben, dürfte unser Versuch den Vitamingehalt ganzer Antheren zu testen für den Imker doch recht aufschlussreich sein. Die Staubbeutel von „Frühlüchern“, wie Scilla, Primel und Weide, und von ausgesprochenen „Bienenblumen“, wie Robinie, Linde, Salbei und Nachtkerze weisen für sämtliche Wachstumsvitamine relativ hohe Werte auf. Wenn auch der Pollen einiger frühblühenden Kätzchenblütler, wie der Hasel und Erle, an Wirkung und Vitamingehalt anderen [Pollen weit unterlegen ist (MAURIZIO, 1954, S. 135, Tab. IX; O. WAHL, 1954), so dürfte das für die Bienen nicht allzuviel bedeuten, denn zu gleicher Zeit stehen ihnen ja qualitativ hochwertige Pollen zur Verfügung, durch die das Wirkstoffdefizit der Anemophilen leicht ausgeglichen werden kann (Vergl. Tab. II u. III !).

Wenn bald darauf mit der einsetzenden Baumblüte und der reichen Tracht an Löwenzahn und Raps auf den Fluren ergiebige Pollenquellen zur Verfügung stehen, kommt im Bienenstock das Brutgeschäft in Gang, und die ersten Weiselzellen werden angesetzt und bestiftet. Da die B-Vitamine des Futtersaftes letzten Endes alle aus der Pollennahrung der Jungbienen stammen, ist gerade zu dieser Zeit hochwertiger Pollen für die Bienen besonders wichtig.

Nun wissen wir seit den quantitativen Analysen der Wirkstoffe des Königinfuttersaftes durch Kitzes, Schütte und Elvehjem (1948), dass Pantothensäure und β -Biotin* im Königinfuttersaft in auffällig hoher Dosierung enthalten sind, VON RHEIN (1951) vermutet, dass der „hohe

(*) *Anm. b. d. Korrektur:* Unsere im Sommer 1955 durchgeführten Tests des Königinfuttersaftes auf breiterer Basis ergaben übereinstimmend *negative* Werte für Biotin im Gegensatz zu den Angaben von G. H. Kitzes, A. Schuette und C. A. Elvehjem. Die in unserer Arbeit (Schwarz, I. u. A. Koch, 1954), Tabelle 4, S. 16 gemachte Angabe über den Biotingehalt des Futtersaftes muss wieder gestrichen werden, nachdem sich gezeigt hat, dass in den verwendeten Futtersaftproben Larvenhäute, resp. Larvenbestandteile vorhanden waren. Das Vorkommen von Biotin im Königinfuttersaft muss daher sehr in Frage gestellt werden.

Gehalt des Königinfuttersaftes an Pantothensäure und Biotin darauf hinweist, dass diese Vitamine für die Königindetermination von besonderer Bedeutung sind⁴. Seine Versuche scheinen diese Annahme, für die Pantothensäure wenigstens, zu bestätigen, denn durch Beifütterung von 160 γ /g Pantothensäure zum Arbeiterfuttersaft erzielte er bei Bienenlarven eine starke gonadotrope Wirkung. Er hält es daher für möglich, dass dieses Vitamin mit von ausschlaggebender Bedeutung ist. Allerdings waren entsprechende Versuche mit Biotin und Vitamin-B-Komplex nicht so eindeutig.

Ob die Pantothensäure zusätzlich noch als lebensverlängernder Faktor in der Bienennahrung eine wesentliche Rolle spielt, wie das auf Grund der Versuche von GARDNER (1948) an *Drosophila* vielleicht anzunehmen ist, erscheint nach den statistisch gesicherten Ergebnissen MAURIZIOS (1954) noch fraglich. Doch betont Gardner ausdrücklich, dass er mit Pantothensäure *allein* nur eine geringe Lebensverlängerung, in Kombination mit Biotin, Pyridoxin und Nukleinsäureverbindungen aber eine recht beachtliche Heraufsetzung der Lebensdauer (um 40,6 % von 13,3 auf 19,5 Tage) erreicht hat. Nachdem MAURIZIO ihrer Bienennahrung (Zucker-Eiweissgemisch, resp. Zuckerteig) nur einige wenige Vitamine [Pantothensäure, Aneurin (B_1), Adermin (B_6)] allein und in Kombination zugesetzt hat, nach unseren Erfahrungen aber erst der *gesamte* B-Komplex seine biologische Wirksamkeit voll entfaltet, verlieren diese Versuche MAURIZIOS etwas an Gewicht. Doch pflichten wir ihr darin bei, dass die während des Larvenlebens im Fettkörper aufgestapelten Vitamindepots (vergl. auch KAUDEWITZ, 1953), zumindest für die relativ kurze Dauer solcher Versuche, weitgehend ausreichen. Allerdings ist bei dem hohen Vitaminverbrauch der Brutammen während der Futtersaftsekretion ein dauernder Nachschub aller im Futtersaft enthaltenen B-Vitamine durch eine qualitativ hochwertige Pollennahrung erforderlich. Aus diesem Grund haben wir der Pantothensäure im Pollen und den Antheren unsere ganz besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Umso überraschter waren wir, als wir feststellen mussten, dass bei weitem nicht alle Pollensorten dieses im Königinfuttersaft so reichlich vorhandene Vitamin (in den für *Tribolium* noch gut nachweisbaren Dosen) enthalten (siehe Tabelle III u. IV!) Es würde uns interessieren, ob die Bienen z.Z. der Königinnenaufzucht bestimmte Pollensorten, möglicherweise solche von grossem Pantothensäuregehalt, bevorzugt eintragen? Vielleicht liegen darüber schon apiologische Beobachtungen vor, die unserer Aufmerksamkeit entgangen sind?

Ob dem Vitamin B_{12} , dem Cobalamin, das für den Menschen, wie für viele Wirbeltiere lebenswichtig ist, auch für die Insekten eine wichtige Rolle zukommt, wissen wir nicht. *Tribolium* benötigt es nicht. Dank dem Entgegenkommen von Herrn Prof. K. BERNHAUER, Stockstadt, der freundlicherweise drei Pollenproben auf die wirksame Komponente (Faktor III) des B_{12} -Komplexes getestet hat, sind wir in der Lage die B_{12} -Werte für Höselpollen 46 m γ /g, Tannepollen 10 m γ /g und für Hollunderpollen 20 m γ /g mitzuteilen.

Zum Schluss noch einige Worte zur Frage des Pollenersatzes. Wir haben im letzten Jahr die bei unseren pollenanalytischen Untersuchungen anfallenden Blütenteile, wie Kronblätter und Stempel vergleichsweise mitgetestet und dabei festgestellt, dass z.Bsp. die Blütenblätter beider Mohnarten fast dieselbe Vitaminaktivität besitzen wie der Blütenstaub dieser Pflanzen (Tabelle II). Möglicherweise eignen sich gerade Blüten in getrocknetem Zustand feinpulverisiert als brauchbares Pollenersatzmittel? Fütterungsversuche, die wir in diesem Jahr damit anstellen wollen, sollen darüber Aufschluss bringen.

Wir haben schliesslich auch noch den Honig ausgetestet und dabei festgestellt, daß er im Vergleich zum Pollen ausserordentlich arm an B-Vitaminen ist. Die geringen Vitaminspuren, die wir gerade noch nachweisen konnten, stammen wahrscheinlich aus dem Pollen, der ja jedem Honig in geringem Prozentsatz beigemischt ist. Folsäure und Pyridoxin (B_6) sind noch am reichlichsten vorhanden. β -Biotin und Cholinchlorid folgen in Abstand, und Nicotinsäureamid ist noch spurenweise nachweisbar. Völlig negativ fielen die Tests für B_1 , B_2 , und Pantothensäure aus.

LITERATUR.

1954. BERNHAUER (K.), FRIEDRICH (W.). — Über die Vitamine der B_{12} -Gruppe (*Angew. Chemie*, **66**, 776-780).
1949. BEUTLER (R.), OPFINGER (E.). — Pollenernährung und Nosemabefall der Honigbiene (*Z. vergl. Physiol.*, **32**, 383).
1953. FRAENKEL (G.). — Studies on the distribution of Vitamin B_{12} (Carnitin) (*Biol. Bull.*, **104**, 339).
1952. FRÖBRICH (G.), OFFHAUS (K.). — Ein neuer Nahrungsfaktor, der die Metamorphose von *Tribolium confusum* Duv. (*Tenebrionidae*, *Coleoptera*) ermöglicht (*Naturwiss.*, **39**, 575). — 1953. Der qualitative Vitamintest mit dem Reismehlkäfer *Tribolium confusum* Duv. als Testorganismus (*Z. f. Vit.-Hormon-und Fermentforschg.*, **5**, 358).
1948. GARDNER (T. S.). — The use of *Drosophila melanogaster* as a screening agent for longevity factors. I. Pantothenic acid as a longevity factor in Royal Jelly. II. The effects of Biotin, Pyridoxine, Sodium Yeast Nucleate and Pantothenic acid on the life span of the fruit fly (*Journ. of Gerontology*, **3** [1]).
1954. GONTARSKI (H.). — Untersuchungen über die Verwertung von Pollen und Hefe zur Brutpflege der Honigbiene (*Z. f. Bienenforschg.*, **5**, 161).
1951. DE GROOT (A. P.). — Effect of a protein containing diet on the longevity of caged bees (*Kön. Ned. Akad. Wetenschappen, Proceedings Ser. C*, **54** [3]).
1953. KADEWITZ (H.). — Die Wuchsstoffverteilung im larvalen Fettkörper von *Tenebrio molitor* L. (*Z. vergl. Physiol.*, **35**, 380).
1943. KITZES (G. H.), SCHUETTE (A.), ELVEHJEM (C. A.). — The B-vitamins in honey (*Journ. Nutrition*, **26**, 241-250) (cit. in Robinson).
1954. KOCH (A.), SCHWARZ (I.). — Der Wirkstoffgehalt von Blütenpollen und Waldhonigen (*Verh. Dtsch. Ges. f. angew. Entomol. e. V.* **12. Mitgliederversammlung Frankfurt**, 1952, **175**).
1954. LUNDEN (R.). — A short introduction to literature on pollen chemistry (*Svensk Kem. Tidskr.*, **66**, 201-213).
1950. MAURIZIO (A.). — Untersuchungen über den Einfluss der Pollennahrung und Brutpflege auf die Lebensdauer und den physiologischen Zustand von Bienen (*Schweiz. Bienen-Z. Jahrg.*, **2**, 58). — 1954. Vitaminbeigaben zu Bienenfutter 1. Die Wirkung der Vitamine B_1 , B_6 und Pantothensäure auf erwachsene Bienen (*Schweiz.*

- Bienen-Z.*, **6**, 273). — 1954. Pollenernährung und Lebensvorgänge bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) (*Landw. Jahrb. d. Schweiz*, **68**, 115-182).
1951. RHEIN (W. VON). — Ueber die Entstehung des weiblichen Dimorphismus im Bienenstaate und ihre Beziehung zum Metamorphoseproblem (*Verh. Dtsch. Zool. Ges. Wilhelmshaven*, 99).
1954. SCHWARZ (I.), KOCH (A.). — Vergleichende Analyse der wichtigsten Wachstums-vitamine des Blütenpollens, nebst einer Bemerkung über die Verteilung der Vitamine in Buchensämlingen (*Wiss. Z. d. Martin Luther-Universität Halle-Wittenberg Math.-Nat. Jahrg. 4*, **1**, 7-19) (dort auch weitere Literatur !).
1954. WAHL (O.). — Untersuchungen über den Nährwert von Pollenersatzmitteln für die Honigbiene (I) (*Insectes sociaux*, **1** [3]) 1954.

Summary.

Through a test (*Tribolium*-test) which was developed at our institute by K. OFFHAUS and G. FRÖBRICH, pollen of ca. 35 and anthers of almost 70 different plants, as well as several honey-proofs and food-sap for the queen could be examined in regard to their effectiveness. The following B-vitamins were tested in them: B₁, B₂, B₆, β-Biotin, Pantothenic Acid, Fol Acid, Nicotin amid, Cholinchlorid, B₁₂ (in honey only !) and the imago-factor.

Pollen dispensers, which have been wellknown to the bee-keeper for a long time as a good feeding-ground for the bees (*Crocus*, *Salix*, *Salvia*, *Galanthus*, etc.), are the best sources for all B-vitamins. First of all among the effectives of the B-group the bee-keeper must be interested in the vitamins Pantothenic Acid and β-Biotin. They are present in great quantity in the food-sap for the queen and, without doubt, derive from the pollen-food of those bees associated with queen. For the problem of determination, Pantothenic Acid and β-Biotin (?) probably play the decisive role. The best sources of Pantothenic Acid for the bees are amongst those plants examined by us: sage, robinia, rose, and lysimachia; and amongst the anemophiles: scleranth-grass and wheat. Then follow the spring-flowers: *Crocus*, scilla, gagea, narcissus, salix, and among the later flourishing plants: horse-chestnut, iris, *œnothera*, *campanula rapunculoides*. Yet 1/4 of all tested plants have pollen with a small percentage of Pantothenic Acid. An especially large quantity of Biotin is found in the anthers of salix and campanula-types. Yet also galanthus, scilla, crocus, gagea, primula, and apple-tree have anthers which contain a great deal of Biotin. In some pollen, respectively anthers, a new factor, necessary for the metamorphosis of *Tribolium* (and, perhaps, for all other insects too?), was identified, which has also vitamin character (TIF by FRÖBRICH-OFFHAUS, B_π by FRAENKEL).

Poisonous for our test subjects were the anthers of philadelphus, digitalis (pollen not poisonous!) and Colchicum. The pollen of the meadow-saffron produces great losses, yet a few insects develop nevertheless, so that it is in question whether this pollen is poisonous.

Honey, however, contains only a very small quantity of B-vitamins and those small traces of vitamin probably derive from the pollen which is always mixed with the honey. Folic Acid and Pyridoxin are of the highest percentage, β-Biotin and Cholinchlorid follow at a distance—nicotinacid is merely found in traits. Completely negative results were obtained in tests for B₁, B₂, B₁₂ and Pantothenacid.

Résumé.

Au moyen d'un test mis au point à notre institut par K. OFFHAUS et G. FRÖBRICH, on a pu examiner le spectre d'efficacité du pollen d'environ 35 et des anthères de presque 70 plantes différentes ainsi que celui d'échantillons de miel et de suc nourricier des

reines. On y releva les vitamines B suivantes : B₁, B₂, B₆, Biotine β , acide pantothénique, acide folique, amide d'acide nicotinique, chloriede-cholin, B₁₂ (seulement dans le miel) et le facteur Imago.

Les fournisseurs de pollen, bien connus depuis longtemps de l'apiculteur comme bon terrain de pâture pour les abeilles (*Crocus*, *Salix*, *Salvia*, *Galanthus*), constituent les sources les meilleures de toutes les vitamines B₁. Parmi les excitants du groupe B, la vitamine acide pantothénique et biotine β intéresseront en premier lieu l'apiculteur. On les trouve en quantités particulièrement importantes dans le suc nourricier de la reine, et elles proviennent sans aucun doute de la nourriture faite de pollen des abeilles nourricières. Dans le problème de la détermination, on suppose qu'elles jouent un rôle décisif. Les meilleures sources d'acide pantothénique pour les abeilles, parmi les plantes que nous avons examinées à cet égard, sont : *salvia*, robinier, rose, *lysimachia*, et parmi les anémophiles : *scléranthe* et froment. Parmi les fleurs de printemps, ce sont : *crocus*, *scilla*, *gagea*, *narcissus*, *salix* ; parmi les fleurs dont la floraison est plus tardive : *aesculus*, *iris*, *œnothera*, *campanules rapunculoides*. Le quart des plantes examinées ont un pollen avec faible pourcentage d'acide pantothénique. Les anthères des *Salix* et des différentes variétés de *Campanules* sont particulièrement riches en biotine. De même, les anthères des *galanthus*, *scilla*, *crocus*, *gagea*, *primula* et pommiers sont relativement riches en biotine. Dans certains pollens, voire même certaines anthères, on a pu prouver l'existence d'un nouveau facteur indispensable pour la métamorphose du *Tribolium* (et peut-être même pour celle de tous les insectes) et présentant par conséquent un caractère vitaminique (TIF chez FRÖBRICH-OFFHAUS, B_T chez FRAENKEL).

Ont réagi de façon vénéneuse sur la matière du test les anthères du *Philadelphus*, *digitalis* (son pollen est inoffensif), de l'*anthirrhinum* (son pollen est également inoffensif) et du *colchicum*. Le pollen du colchique entraîne de nombreux manques ; pourtant certains insectes, quoiqu'en petit nombre, se développent, de sorte que la question se pose si ce pollen est vénéneux ou non.

Par contre, le miel est pauvre en vitamine B et les quelques traces de vitamines que l'on peut relever proviennent vraisemblablement du pollen qui se mêle toujours au miel. L'acide folique et le Pyrodoxin sont encore largement représentés, ensuite viennent la biotine β et le chloride cholin ; on ne relève l'amide d'acide nicotinique qu'à l'état de traces. Les expériences recherchant l'existence de B₁, B₂, B₁₂ et d'acide pantothénique se sont montrées totalement négatives.

DISCUSSION

Prof. KARLSON. — Ich möchte fragen, ob man die Bezeichnung *Tribolium Imago-Faktor* nicht aus der Literatur streichen sollte. Fröbrich hat ja selbst festgestellt, dass derselbe mit dem Carnitin identisch ist, welches von Fraenkel als Vitamin für *Tenebrio* erkannt worden ist (Vitamin B_T). Zwar benötigt *Tenebrio* Carnitin schon während der Larvenzeit, *Tribolium* erst zur Imaginalentwicklung ; ich glaube aber, dass auch für *Tribolium*-Larven Carnitin wichtig ist, dass sie jedoch ihren Bedarf decken durch Eigensynthese oder aus den Spuren, die in der Basaldiät vorkommen.

Prof. KOCH. — „Mein Mitarbeiter Dr. G. FRÖBRICH hat seine Versuche etwas verfrüht veröffentlicht. Heute glauben wir sagen zu können, dass der *Tribolium*-Imagofaktor höchstwahrscheinlich komplexer Natur ist. Er ist nur z.T. mit Carnitin identisch, denn er übertrifft reines Carnitin noch etwas an Wirksamkeit. Dr. K. Offhaus, der diesen Faktor aus Casein isoliert hat, ist eben dabei dieser Frage genauer nachzugehen.“

DIE REAKTIONEN VON VIER TERMITENARTEN IN DER FEUCHTIGKEITSORDEL

Von
E. ERNST
(Basel.)

Zusammenfassung.

Es wird über das Verhalten von Termitengruppen gegenüber einem Luftfeuchtigkeitsgefälle (15-90-15 % rel. LF) in einer geraden Kammer berichtet. Die Kontrollversuche ohne Luftfeuchtigkeitsgradienten ergeben einen deutlichen Vorzug der beiden Orgelenden. Bedingt durch soziale Faktoren reagieren meist alle Versuchstiere als geschlossene Gruppe. Zur Auswertung der Feuchtigkeitsversuche wird deshalb bei größeren Serien die Verteilung der Termiten in den trockenen und in den feuchten Stufen der Orgel beobachtet. Als Maß für die Stärke der Reaktion wird der Überschußprozentsatz der Termiten in der feuchten Zone berechnet.

Die dem feuchten Zuchtmilieu entnommenen Termiten verhalten sich — ausgenommen *Nasutitermes* — anfänglich ähnlich wie die Kontrollen in der isohygen Kammer, und ihr Überschußprozentsatz erreicht erst später positive Werte. Eine deutlich positive Reaktion nach den hohen Luftfeuchtigkeitsstufen in der Orgelmitte kommt dann zustande, wenn das Feuchtigkeitsbedürfnis der Versuchstiere die thigmotaktische Reaktion nach den Enden der Orgel überwiegt. Dazu ist es notwendig, die Tiere vor dem Versuch in trockenem Milieu zu halten, wobei die Intensität der positiven Reaktion von der Dauer der vorausgegangenen Austrocknung abhängig ist; solche Tiere reagieren nach einer Wasseraufnahme wieder negativ (*Zootermopsis*).

Die untersuchten Arten unterscheiden sich durch die zur Ausbildung der positiven Reaktion benötigte Zeitdauer. Die tropische und für Trockenheit sehr anfällige Art *Nasutitermes* reagiert innerhalb 1 Stunde deutlich positiv, und zwar aus trockenem und aus feuchtem Milieu mit ähnlichem Überschußprozentsatz. Die untersuchten südeuropäischen Arten *Kaloterme*s und *Reticulitermes* benötigen 72, bzw. 48 Stunden, bis die Mehrzahl der Tiere sich in den feuchten Stufen befindet. Die amerikanische Feuchtholztermit *Zootermopsis* reagiert innerhalb 3—6 Stunden. Positive Werte erzielen nur ausgetrocknete Larven und Soldaten. Da ausgetrocknete Larven ohne Antennen negativ reagieren, kann geschlossen werden, daß sich die Sinnesorgane für die Luftfeuchtigkeitswahrnehmung hauptsächlich auf den Antennen befinden.

Summary.

A Report will be given of the behaviour of termite-groups at a gradient of air-humidity (15-90-15 per cent rel. air-humidity) in a regular moisture chamber. The control tests without gradients of air-humidity show a distinct preference for the two ends of the "Feuchtigkeitsorgel". Depending on social factors mostly all termites used as objects of this scientific experiment react as one group. For evaluating the humidity tests with large series, therefore, the distribution of the termites in the dry as well as in the humid parts of the "Orgel" must be considered. For measuring the degree of reaction we estimate the percentage of surplus of termites in the humid zone.

The termites taken from humid rearing-surroundings behave—except *Nasutitermes*—in the beginning like those controlled in the isohygrical chamber, and their percentage of surplus reaches positive values only later. A clear positive reaction toward the high degrees of air humidity in the middle of the organ takes place, when the requirement of humidity by the test-insects overrates the thigmotactic reaction toward the ends of the "Orgel". For this test it is necessary to keep the insects before the experiment within dry surroundings; the intensity of the positive reaction will depend on the duration of the previously effected desiccation; such insects, after having taken up water, again react negative ly (*Zootermopsis*).

The tested species differ by the duration of time which is necessary to show positive reaction. The tropical form *Nasutitermes* which is very sensitive to humidity, reacts within one hour clearly positive, to dry as well as to humid surroundings with a similar percentage of surplus. The tested southern European forms *Kaloterme*s and *Reticulitermes* need from 72 to 48 hours till the majority of the insects is within the humid grades. The American moist-wood termite *Zootermopsis* reacts within 3-6 hours. Positive values are only reached by desiccated larvae and soldiers. As desiccated larvae without antennae react negatively, we can conclude that the organs of sense for air-humidity are mainly situated on the antennae.

Résumé.

Nous rendrons compte du comportement de groupes de termites dans une chambre droite en présence d'une diminution de l'humidité de l'air (15-90-15 % rel. d'humidité de l'air). Les expériences de contrôle faites sans graduations de l'humidité de l'air montrent une priorité très nette des deux extrémités de l'orgue hygrométrique. La plupart des insectes, sous l'influence de facteurs sociaux, réagissent d'une façon unitaire. Aussi, pour la mise en valeur des expériences sur l'humidité dans des séries plus importantes, on observe la répartition des termites dans les parties sèches

et dans les parties humides de l'«orgue». Pour mesurer l'intensité de la réaction, on évalue le pourcentage de l'excédent des Termites dans les zones humides.

Les termites arrachés à leur milieu de culture humide, à l'exception des *Nasutitermes*, se comportent, au début, de la même façon que ceux que l'on examine dans la chambre isohygre, et le pourcentage de leur excédent n'atteint que plus tard des valeurs positives. Une réaction nettement positive vers les hauts degrés d'humidité de l'air au centre de l'«orgue» se produit quand le besoin d'humidité des animaux l'emporte sur la réaction thigmotactique à l'extrémité de l'«orgue». Pour cela, il est indispensable de garder les insectes, avant l'expérience, en milieu sec; au cours de celle-ci, l'intensité de la réaction positive dépendra de la durée de la dessiccation antérieure. Après nouvelle hydratation, ces animaux réagissent de nouveau négativement (*Zootermopsis*).

Les espèces examinées se différencient par le laps de temps nécessaire à la constitution de la réaction positive. L'espèce tropicale des *Nasutitermes*, particulièrement sensible à la sécheresse, réagit de façon nettement positive en l'espace d'une heure; en outre, en milieu sec ou humide, son pourcentage d'excédent est le même. Les espèces de l'Europe méridionale *Kaloterms* et *Reticulitermes* exigent respectivement soixante-douze et quarante-huit heures jusqu'à ce que la majorité des insectes se trouve dans les parties humides. L'espèce américaine des termites de bois humide *Zootermopsis* réagit en l'espace de trois à six heures. Des valeurs positives ne sont atteintes que par les larves et des soldats desséchés. Étant donné que des larves desséchées dépourvues d'antennes réagissent négativement, on a pu conclure que les organes sensoriels sensibles à l'humidité de l'air sont essentiellement les antennes.

DISCUSSION

MARCUS. — Macht darauf aufmerksam, daß bei südamerikanischen Termiten am Kopf Sinnesorgane für die Wahrnehmung von Luftfeuchtigkeit gefunden worden sind.

GÖßWALD. — Mit wieviel Tieren wurden die einzelnen Versuche durchgeführt?

ERNST. — Es erwies sich als unmöglich, Versuche mit Einzeltieren in der Feuchtigkeitsorgel zu unternehmen. Daher wurde pro Versuch eine Gruppe von 10 Termiten zusammen untersucht. Die Resultate stützten sich auf größere Serien solcher Gruppen.

GRASSÉ. — Wurden die Antennen total oder nur teilweise amputiert?

ERNST. — Die Antennen bei *Zootermopsis* wurden nur teilweise und bis zum Johnston'schen Organ amputiert, da dasselbe für die Bewegungskoordination notwendig ist.

LINKS AND GAPS IN THE COMMON CASTES OF TERMITES

A. L. PICKENS

Queens College, Charlotte, N. C. (U. S. A.).

"All the world's a stage!" And that includes the *Reticulitermes* termite den. After working with these insects for decades one looks for the appearance of certain forms at particular times just as he looks for Shakespeare's Rosalind on the lawn, or Goethe's Margarete in her neat little room. With a fair degree of certainty one might even contract to deliver almost any one of these forms, laboratory-grown, at an appropriate date.

Solitary insects hatch from the maternal egg-mass and grow as if along a letter I to attain maturity much like that of the parents.

Bees, however, grow as if along the bars of a letter V with many becoming neuter workers.

Ants seem to follow an equi-radiate Y to become reproductives, workers and soldiers.

At times so many intermediate lines may start out between the bars of our visualized Y as to make it suggest spokes radiating from the hub of a wheel. Especially is this true among the higher termites. Let us classify termite caste not in a column but as a circle like the color wheel as I have suggested in *Insectes sociaux* (See Tome I, No 1, 71-74, 1954).

The rather simple arrangement used in making these tests Dr. S. F. LIGHT of the University of California graciously designated as "the Pickens colony". So simple is it I had not thought of its deserving a name. Take a butter-dish that has a cover and a smooth clear bottom. Take a flat, thin, damp chip of fungus-browned wood and trace the lower side with connecting passages. Pack tightly over this chip some humus or soil and cover with damp sand packed in. The packing and the sand serve to counteract too abundant growth of molds and fungi. Thrust a tunnel downward to connect with a passage in the chip. Pour on top a mass of termites and they will soon find the way down and establish themselves. For a primary pair, however, use a smaller chip for each pair, and make only one passage, about an inch long by one-fourth an inch wide, with only one door. Place an already paired male and female near the door and blow gently on them; they will seek refuge inside. Stop the door with a plug of soil. Repeat with three or four other small chips and termite pairs. Pack with sand or soil as before, omitting the vertical shaft. They must be placed close. More successful dens or "empire dens" result when the parents can raid and capture neighboring offspring.

If the two are synchronized, we may watch the development of the young under a primary reproductive and a so-called secondary at the same time. Eggs vary as to time required for hatching. What is more remarkable they increase in size as they grow older. The position of the young in breaking from the shell is very much like that assumed later in ecdysis.

On hatching, the young of both primary mothers and supplementary mothers are similar. However, the advantage of parental rather than communal care is manifest in the second and third instars, for the primary's nymphs are perceptibly larger than the supplementary's. As the teeth harden and the supplementary's offspring is able to feed itself this discrepancy in size is inclined to disappear in the fourth instar. Thus we have :

1. Greater 2nd instar phase from new dens.
2. Lesser 2nd instar phase from old dens.

- 1 a. Greater 3rd instar phase from new dens.
- 2 a. Lesser 3rd instar phase from old dens.

The difference is evidently one of environment rather than heredity. Let us think of these as mere phases rather than subcastes. In fact, for the first two or three instars so similar are all nymphs in one den as to be generally indistinguishable. At this time in large colonies tiny wing-buds may show on some individuals, but in our primary-founded den both workers and soldiers seem to reach the penultimate instar at the fourth. The soldier at this stage appears so different that some observers are inclined to treat it separately, but this would be to separate the pupa from both the caterpillar and the butterfly. Both soldier and worker emerge into the fifth instar as definitively adult but midget-sized. If the den does not increase sufficiently in population it may be manned by midget workers for months. Whether they are later able to break away and continue growth or whether they merely disappear cannot be said. The soldier's fate is more fixed. As the population increases and food becomes more abundant both soldiers and workers delay the penultimate instar until we have dwarf-sized, regular-sized, and, in large field populations, giant soldiers and giant workers, or otherwise sixth, seventh and perhaps eighth instar adults of each caste. Thus we get eight more forms:

Workers or Ergatoids:

3. Midget 5th instar subcaste, or Nanoid Workers.
4. Dwarf 6th instar subcaste, or Parvuloid Workers.
5. Regular 7th instar subcaste, or Megaloid Workers.
6. Giant 8th instar subcaste, or Gigantoid Workers.

Soldiers or Guards:

7. Midget 5th instar subcaste, or Nanoid Soldiers.
8. Dwarf 6th instar subcaste, or Parvuloid Soldiers.
9. Regular 7th instar subcaste, or Megaloid Soldiers.
10. Giant 8th instar subcaste, or Gigantoid Soldiers.

Between the soldier and the worker occurs the first of the intercastes to arise in the history of a developing colony, the soldier-worker. This has been found only in newly established dens under primary reproductives. Since they partake of the nature of both worker and soldier we have named them Guerrillas largely for the sake of a separate graphing initial. As the population grows they disappear completely. They are reckoned as of two sizes or sub-intercastes.

11. Midget 5th instar sub-intercaste, or Guerrilla.

12. Dwarf 6th instar sub-intercaste, or Guerrilla.

In these small artificial dens with every inhabitant in close contact with the parents no supplementary reproductive has ever been seen to develop!

But let us enlarge the quarters. Put an abundance of fungus-browened wood and soil into a baby bath-tub, a large enamel dishpan, or the largest possible glass aquarium. Uncover and invert your butter-dish thereon. Your geotropic termites will seek new quarters below. Three and one-half years after the primary parents swarmed, in these larger quarters, where escape from the parents is possible, and where the sluggish potential reproductives can huddle apart as they are wont to do, I found obvious potential reproductives, potentials evidently of both primary and supplementary adults. The division into primary, secondary, and tertiary reproductives is arbitrary. A dozen or more intergrades can be picked between the primary and the potentially fertile workers. Some near-alates with wing-stubs may have a mere freckling of pigment, some have dagger-wings, some short spatula-wings, some mere points, some not even points, yet so far as I was able to carry experiments these various forms can interbreed and produce young. A so-called tertiary reproductive can be produced by taking a segregated group and culling out time after time any brachypterous form that appears, though it may take five times as long to produce as the brachypterous. The difficulty in producing the tertiary seems to justify its retention on our list, perhaps as a subordinate form of the highly successful brachypterous intercaste, but if we consider it a late instar supplemental and the brachypterous a somewhat earlier changing supplemental we may have to look for a third supplemental between the brachypterous and the true alate, something like our frill-wing form. However, let us enter only the two standard supplementaries.

13. Brachypterous reproductives or "Secondaries".

14. Apterous reproductives or "Tertiaries".

Four years after the original parents first flew, the baby bath-tub den sent out its first swarm of about 124 alates, the next year it yielded around 642. The perplexing thing was that they came in two distinct sizes somewhat as we have seen four sizes for the soldiers and workers. It was not a medley between large and small, but two groups, and the smaller

ones were such as an expert would take for the species *Reticulitermes virginicus*. And so let's set down,

15. Greater Alates or Primaries.
16. Lesser Alates or Primaries.

Had one of the parents been a hybrid *R. flavipes* \times *virginicus*? Or is *R. virginicus* merely a nascent, or is it an established species? Or is it merely a subcaste? What wonder that an older writer on taxonomy once thought that he had revealed the complexity of his problem rather than solved it?

One intercaste is still annoyingly elusive. It fits on our stage rather like the property-man in the old Chinese play who wanders here and there and often where he should not be, the soldier reproductive. It does nothing well. I have secured a different graph initial by dubbing it Tyro or Tiro an old Latin word freely rendered by the familiar "rooky". It appeared in a neglected culture presented by Dr. HAROLD KIRBY but seemed to yield to a more efficient reproductive. In one of my butter-dish dens another appeared only to fall victim to raiding ants. In another genus an associate found one that was fertile. They would seem to arise in cut off, ill-favored groups in which there is dearth of potential reproductives, a sort of sorry but persistent factor in the rise and fall of a termite empire. At present it is regarded as occurring in two sizes

- (17. Lesser soldier reproductive.)
18. Greater soldier reproductive.

Since the Supplemental Intercaste reveals such variety, may not this also? Here we make special appeal for all students to be on the outlook for examples.

Our old question of past years stands: How would a nasute fit into this taxonomic wheel? In *Nasutitermes* we have small mandibles, perhaps vestigial; in *Rhinotermes* short mandibled, no mandibled, and long mandibled forms; in *Armitermes* large mandibles, and in *Diversitermes* large, intermediate and small soldiers in one species. Would nasutes appear in a model of our caste wheel as another caste with flanking intercastes, or merely as a splinter from the soldier spoke shooting upward at right angles? The problem demands observation on living material.

As to the fate of my baby bath-tub empire, I was hardly prepared for what I found on opening it. I had succeeded in fertile crossing of *Reticulitermes hesperus* and *R. tibialis* though the more vicious desert form often destroys its foreign mate. I had crossed the various forms of reproductives successfully, but I was surprised to find the old primary queen had been disposed of, and the original primary king had a harem of six pale secondaries carrying on the race in the way that Lot's daughters carried on the Moabites and Ammonites.

Résumé.

Chez les insectes, il est ordinairement facile de prévoir que les jeunes couvains à partir de l'œuf suivront une ligne d'évolution identique à celle des parents. Chez les termites, en revanche, on peut comparer la masse ovulaire au moyeu d'une roue et les jeunes couvains suivent à leur choix l'un des rayons et se développent jusqu'à une certaine forme de maturité qu'il est impossible de prévoir. Les sexués ailés, au moment de la sortie de l'essaim, attirent la plus grande attention; on connaît également deux autres castes : celle des soldats et celle des ouvriers. Mais une étude plus soignée montre que ces castes se confondent et se sont confondues, de même que le rouge, le jaune et le bleu se confondent aux abords du centre de la palette d'un peintre. Entre les sexués ailés et les formes dépourvues d'ailes, l'observation suffisamment poussée laisse découvrir presque toutes les formes intermédiaires imaginables, surtout si l'on sonde un nombre assez grand de vieilles colonies bien établies. Pour trouver des formes intermédiaires entre les ouvriers et les soldats, il faut observer de petites colonies récemment constituées par des formes désailées. Là, nous pouvons rencontrer des ouvriers nains et des soldats nains, même quelquefois une certaine forme intermédiaire entre les deux, que l'on appelle les « guérillas » ou les soldats ouvriers. L'avancement en âge du groupe et la croissance progressive de la population de la colonie entraînent la disparition des soldats ouvriers; elle disparaît complètement.

Une enquête sur des formes tropicales montre que les nasutis se développent plutôt parmi ces formes intermédiaires entre soldat et ouvrier que parmi les pures formes des soldats. Là s'ouvre une lacune dans notre schéma de classification prévu. De toutes les castes et castes intermédiaires, c'est le passage de la forme soldat à la forme insecte reproducteur qui se laisse le plus difficilement observer. Chez certaines espèces, rares du reste, ces intermédiaires peuvent pondre des œufs, elles présentent des vestiges d'ailes relativement importants; leur tête, en outre, est presque, sinon totalement, semblable à celle d'un soldat. Si on s'attachait à combler toutes les lacunes qui existent encore, il est possible que l'on découvrirait à peu près autant de formes intermédiaires entre soldat et sexués que l'on en a déjà trouvé entre sexués ailés et ouvriers. Ici se montre la nécessité de la coopération de tous les observateurs des termites.

En laboratoire, il est possible d'élever comme on veut presque toutes les castes et les castes intermédiaires, si l'on dispose de suffisamment de temps. Dans une colonie comptant plusieurs milliers d'individus, les sexués ailés peuvent être mis au jour soit par les parents naturels, soit par un couple de parents adoptifs. Les colonies plus petites d'une centaine de termites présentent des sexués intermédiaires. Ce sont dans les petites colonies de formes primaires sans ailes récemment accouplées que se développent les petits soldats, les petits ouvriers et la caste intermédiaire des ouvriers soldats, les « guérillas », ce que nous avons déjà constaté. Les soldats reproductifs, que l'on ne trouve que rarement, prennent apparemment une grande importance dans de petits groupes isolés. On formule l'hypothèse suivante : il s'agirait d'une forme jeune qui aurait commencé à se développer en soldat et qui se serait subitement trouvée arrêtée dans son évolution par la présence d'une reine et essaierait maintenant d'assumer l'autre rôle. Le résultat est marqué par l'apparition d'une forme intermédiaire qui remplit insuffisamment l'une et l'autre fonction.

Zusammenfassung.

Bei gewöhnlichen Insekten ist es einfach vorauszusagen, daß die junge Brut aus der Eimasse einem Lebensweg folgen wird gleich dem der Alten. Bei den Termiten jedoch können wir die Eimasse bildlich als die Nabe eines Rades ansehen und die junge Brut kann jeder beliebigen Speiche folgen zu einer Form von Reife, die niemand voraussagen kann. Die geflügelten Geschlechtstiere ziehen während der Zeit des Schwärmens die

größte Aufmerksamkeit auf sich ; man kennt noch zwei andere Kasten, nämlich die der Soldaten und die der Arbeiter. Eine sorgfältige Beobachtung zeigt, daß diese Kasten ineinander übergehen und ineinander übergegangen sind, wie rot, gelb und blau rund um den Mittelpunkt des Farbenrads eines Künstlers ineinander übergehen. Zwischen den geflügelten Geschlechtstieren und den flügellosen Formen kann man bei genügend langer Untersuchung fast jede denkbare Zwischenstufe finden, wenn man eine genügend große Anzahl von alten, gut entwickelten Kolonien erforscht. Um eine Zwischenstufe zwischen Arbeiter und Soldat zu finden, muß man kleinere, erst neu von entflügelter Erstformen errichtete Kolonien untersuchen. Hier finden wir Zwergarbeiter und Zwergsoldaten und hier und da eine Form, die zwischen den beiden steht, den sog. « Guerilla » oder Soldat-Arbeiter. Beim allmählichen Alterwerden der Gruppe und bei zunehmender Bevölkering der Kolonie verschwinden die Zwergsoldaten und -arbeiter und machen größeren Formen Platz, die später von noch größeren Formen verdrängt werden ; aber diese Übergangsform des Soldat-Arbeiters verschwindet vollständig.

Eine Untersuchung von tropischen Formen zeigt, daß die Nasutis eher ihren Ursprung in solchen Zwischenformen zwischen Soldat und Arbeiter, als in der Form des reinen Soldaten haben. Hier haben wir eine verwirrende Lücke in unserem vorgesehenen Klassifikationsschema. Die Übergangsform zwischen Soldaten und Geschlechtstier ist am schwierigsten von allen Kasten und Zwischenkastern zu beobachten. Bei einigen Arten können solche Eier legen — allerdings nur wenige — und haben verhältnismäßig lange Flügelstummel und ihr Kopf ist fast, wenn auch nicht ganz, wie der eines Soldaten. Wenn alle Lücken sorgfältig beobachtet würden, könnte man möglicherweise so viele Zwischenformen zwischen Soldat und Geschlechtstier finden, wie man bereits zwischen geflügeltem Geschlechtstier und Arbeiter gefunden hat. — Hier benötigen wir vor allem Zusammenarbeit bei allen Termitenforschern.

Im Labor können wir nach Belieben fast jede Kaste oder Zwischenkaste züchten, wenn genügend Zeit gegeben ist. Bei einer Kolonie von mehreren Tausend können geflügelte Geschlechtstiere entweder vom Hauptelternpaar, oder von Ersatz-Geschlechtstieren erzeugt werden. Kleinere Kolonien von nur wenigen hundert Termiten ergeben Geschlechtstiere mittleren Grades. Sehr kleine Kolonien von erst kürzlich gepaarten entflügelter Erstformen ergeben kleine Soldaten, kleine Arbeiter und die Zwischenkaste der Arbeiter-Soldaten « Guerilla », wie bereits erwähnt. Das selten vorkommende Soldaten-Geschlechtstier erwächst offensichtlich in kleinen abgeschnittenen Gruppen zu großer Bedeutung. Falls die Theorie richtig ist, kann es eine junge Form sein die begonnen hatte, sich in einem Soldaten zu entwickeln und dann Tendenzen zur Ersatzgeschlechtstierbildung aufwies, die sich infolge Anwesenheit einer Königin jedoch nicht voll auswirken konnten. Das Resultat : eine Zwischenform, die unzulänglich beide Funktionen ausübt.

LA SIGNIFICATION DES REPRODUCTEURS APTÈRES CHEZ LA FOURMI *PONERA EDUARDI* FOREL

par

G. LE MASNE

Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, Paris.

I. — LE POLYMORPHISME DES MÂLES CHEZ LES FOURMIS

INTRODUCTION

Dans l'immense majorité des espèces de Fourmis, le mâle, d'un type très uniforme, est *pourvu d'ailes* et présente une série de caractères morphologiques qui le différencient grandement des ouvrières et des femelles :

— la tête du mâle est relativement petite et de forme globuleuse ; les mandibules sont petites également ;

— les yeux composés sont très volumineux, beaucoup plus que ceux de l'ouvrière, et souvent plus que ceux de la femelle ;

— le nombre des articles antennaires est presque toujours supérieur à celui qu'on observe chez la femelle et chez l'ouvrière ; l'antenne ne présente ni l'allongement considérable du premier article (scape), ni l'extrême mobilité de l'articulation entre cet article et les suivants, qui caractérisent l'antenne des femelles et des ouvrières ;

— le thorax est volumineux, renflé dorsalement, formé de nombreuses pièces squelettiques aux sutures bien nettes, à la différence des ouvrières ;

— le plus souvent la pigmentation des mâles ailés est noire ou très foncée, même lorsque les ouvrières sont de teinte claire.

A ces mâles ailés, de type banal, s'opposent des *mâles aptères*, qui ne se rencontrent que dans quelques genres de Fourmis, et, pour certains de ces genres, seulement dans une partie des espèces. Tantôt il s'agit de formes libres (*Cardiocondyla*, *Ponera*), tantôt d'espèces qui pratiquent le parasitisme social (*Anergates*, *Anergatides*, *Bruchomyrma*, *Epæcus*, *Formicoxenus*, *Plagiolepis xene*, *Symmyrmica*).

En certain cas, l'absence d'ailes ne s'accompagne d'aucun autre caractère particulier : ainsi, chez *Symmyrmica chamberlini* Wheeler (1904, 1910, 1937) (1).

(1) WHEELER a parfois qualifié d'ergatoïde le mâle de *Symmyrmica chamberlini*, qu'il a lui-même décrit ; en fait, sa tête, son thorax, ses antennes sont d'un mâle normal, et bien différents de ceux de l'ouvrière de même espèce : WHEELER (1937) l'indique clairement.

Il est plus fréquent que l'aptérisme ou le subaptérisme s'accompagnent de caractères morphologiques qui sont ceux des femelles : on trouve de tels mâles gynécoïdes ou gynécomorphes chez quelques Fourmis parasites : *Anergates atratulus*, *Bruchomyrma acutidens* (BRUCH, 1932), *Plagiolepis xene* (STUMPER et KUTTER, 1952; KUTTER, 1952), *Epæcus pergandei* (EMERY, 1906) (1).

Enfin, dans quelques espèces, on trouve des mâles d'un tout autre type : ils présentent, outre un aptérisme total, une série de traits morphologiques qui leur donnent une *ressemblance marquée avec les ouvrières* ; ces caractères particuliers, pas toujours réunis, peuvent être les suivants :

- réduction du volume du thorax, simplification extrême de sa structure ;
- augmentation du volume et surtout de la longueur de la tête ;
- développement des mandibules ;
- réduction parfois extrême des yeux composés et disparition des ocelles ;
- diminution du nombre des articles antennaires, qui devient le même que chez l'ouvrière, ou même inférieur ;
- allongement du premier article de l'antenne (scape) et augmentation de la mobilité de l'articulation entre le scape et les autres articles (funicule), comme chez l'ouvrière ;
- pigmentation incomplète : la teinte de ces mâles peut être aussi claire que celle des ouvrières, voire même beaucoup plus pâle lorsque celles-ci sont noires.

Ces mâles très particuliers, dits *mâles ergatoïdes* ou *ergatomorphes* (de ἐργάτης, ouvrière), ne se rencontrent que chez un petit nombre de genres de Fourmis : le genre parasite *Formicoxenus* et deux genres non parasites, *Cardiocondyla* et *Ponera*.

Les mâles de *Formicoxenus nitidulus* Nyl. sont toujours aptères et ergatomorphes. Chez *Cardiocondyla* et *Ponera*, la situation est plus complexe, puisqu'on trouve dans ces deux genres des espèces à mâles ailés, d'autres qui ont des mâles aptères ergatoïdes, enfin de rares espèces qui possèdent les deux types de mâles.

Dans le genre *Cardiocondyla*, on connaît des mâles ergatomorphes, et, eux seuls, chez *C. stambuloffi* Forel (1892 a et b) et chez *C. elegans* Emery (MENOZZI, 1918). *Cardiocondyla batesi* Forel, var. *nigra*, possède les deux types de mâles (SANTSCHI, 1907). Chez *Cardiocondyla emeryi* Forel, longtemps réputé n'avoir que des mâles ailés, BORGMEIER (1937) a montré qu'il existe aussi des mâles ergatoïdes. A vrai dire, la situation reste très confuse dans le genre *Cardiocondyla* tant que les mâles de beaucoup d'espèces ne sont pas connus. (Voir à cet égard WHEELER, 1937, et M. R. SMITH, 1944.)

Dans le vaste genre *Ponera*, le polymorphisme des mâles se présente — sommairement esquissé — de la façon suivante (fig. 1) :

a. La plupart des espèces ne possèdent que des mâles ailés, de type normal ; ainsi, dans la faune française, *Ponera coarctata* Latr.

b. Chez six formes seulement, le mâle est constamment aptère et ergatoïde (du moins ne le connaît-on que sous cette forme), mais avec des degrés divers d'ergatomorphisme qu'il convient de préciser.

(1) Notons que le mâle peut être gynécomorphe tout en étant ailé : ainsi, par exemple, chez la Fourmi parasite *Pseudoatta argentina* (GALLARDO, 1916, 1929).

— Chez *Ponera ragusai* Emery et *Ponera opaciceps* Mayr, le mâle présente bien réduction oculaire, simplification du thorax et faible pigmentation ; mais les antennes ont treize articles comme celles des mâles ailés du genre *Ponera*, le premier article étant seulement un peu plus long.

— Chez *Ponera punctatissima* Roger, *Ponera ergatandria* Forel et *Ponera mina* Wheeler, l'ergatomorphisme est plus accentué : les antennes, de 12 articles, présentent le même allongement du scape et la même articulation entre scape et funicule que celles de la femelle ou de l'ouvrière. Chez *Ponera punctatissima*, la tête du mâle ergatoïde est même plus grosse que celle de l'ouvrière ; n'était la faible pigmentation, l'aspect serait tout à fait celui d'une ouvrière.

— Le mâle de *Ponera oblongiceps* M. R. Smith (1939) a l'aspect de celui de *Ponera punctatissima* (tête très volumineuse, antennes coudées, fortes mandibules), mais ses antennes ont 13 articles, comme celles des mâles ailés du genre, et leur scape reste relativement plus court que celui de l'ouvrière ; l'habitus, cependant, est bien celui d'une ouvrière — avec qui, n'étaient les pièces génitales et la courbure de l'extrémité de l'abdomen, on pourrait facilement le confondre.

c. Chez une seule espèce, *Ponera eduardi* Forel, on rencontre les deux types de mâles : mâles ailés, normaux de forme, et mâles aptères, ergatoïdes. L'étude de cette espèce présente donc un intérêt particulier.

*
* *

II. — LE COMPORTEMENT ET LA DESCENDANCE DES MALES APTÈRES DE *PONERA EDUARDI*

Le mâle aptère de *Ponera eduardi* a été décrit par FOREL en 1904, — vingt ans après que le même auteur (1884) ait donné la description de l'espèce. Il connaissait de ce mâle un unique exemplaire qui lui avait été envoyé, avec quelques ouvrières, de l'île de Madère. Il ignorait évidemment son éthologie et pensait à tort que sa teinte jaune était un caractère d'immaturité de l'individu examiné.

J'ai pu retrouver ce mâle ergatoïde à plusieurs reprises dans les Pyrénées orientales, l'élever et l'obtenir en élevage, et ainsi étudier son éthologie, connaître son origine et suivre sa descendance.

De la structure d'un mâle normal, le mâle ergatomorphe de *Ponera eduardi* (fig. 1) conserve, outre les pièces génitales, la petite taille de la tête (mais non sa forme : elle est aplatie dorso-ventralement, comme chez l'ouvrière) et les treize articles antennaires. Ses yeux composés minuscules (plus petits que chez les ouvrières les plus microphthalmes), l'absence d'ailes, la petite taille et la structure simplifiée du thorax, tous ces caractères lui confèrent bien l'aspect d'une ouvrière. Plus précisément, il ressemble à une ouvrière encore jeune, éclore depuis peu et n'ayant pas encore acquis sa pigmentation définitive : en effet, ce mâle a une coloration jaune pâle, qui s'enfume à peine d'une légère teinte grise au bout de quelques jours. Les ouvrières récemment sorties du cocon sont jaunes aussi, mais se teintent d'un gris de plus en plus foncé, puis deviennent en peu de jours d'un noir profond.

La démarche des mâles ergatoïdes de *Ponera eduardi* est lente, comme celle des ouvrières très jeunes. Ils peuvent s'alimenter de manière indépendante,

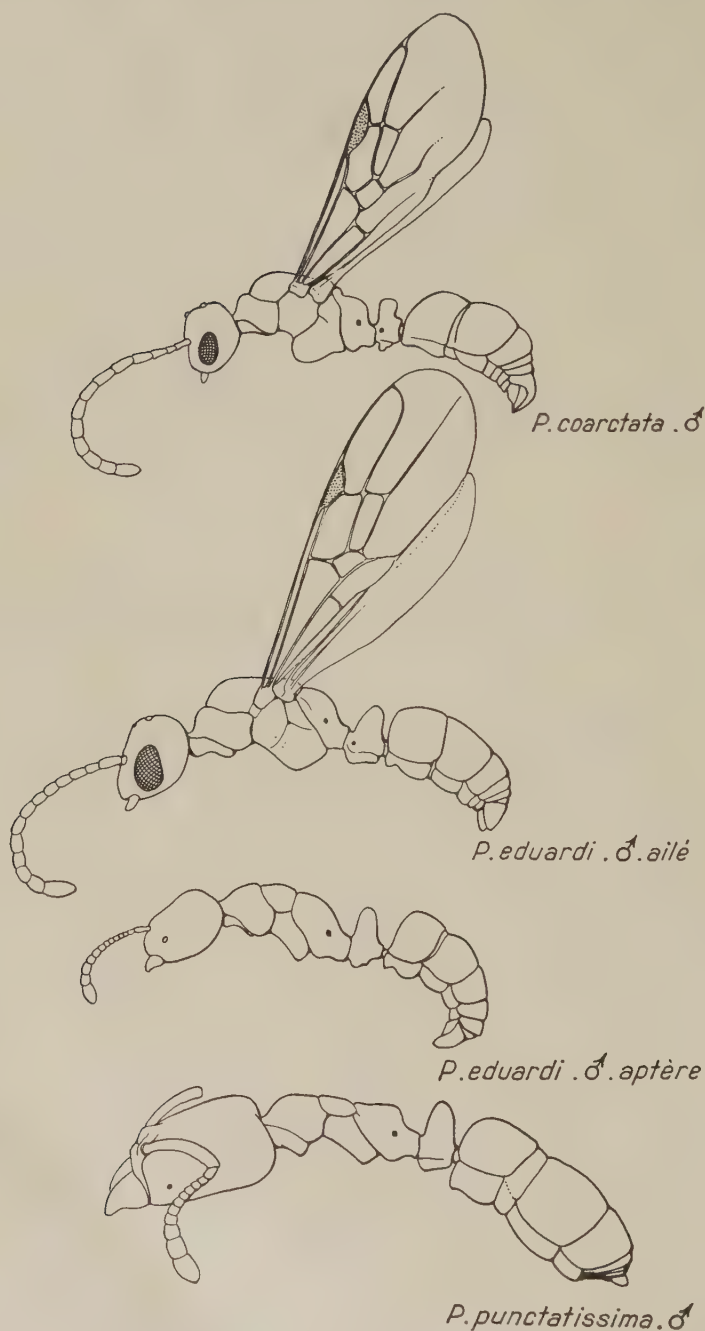


Fig. 1. — Divers types de mâles dans le genre *Ponera* (d'après EMERY).

en léchant les proies apportées dans le nid par les ouvrières (proies qu'ils sont d'ailleurs incapables de capturer ou seulement de transporter eux-mêmes). Mais ils savent aussi solliciter et obtenir la régurgitation des ouvrières ; car toutes les castes de *Ponera eduardi* pratiquent l'échange alimentaire de bouche à bouche (LE MASNE, 1948, 1952 *a* et *b*), qui, jusqu'à une époque récente, était peu ou pas connu chez les *Poneridæ* (voir aussi HASKINS et WHELDEN, 1954 ; et C. P. et E. F. HASKINS, 1955). Les mâles aptères s'adressent particulièrement, pour obtenir la régurgitation, aux ouvrières incomplètement pigmentées, jaune-gris. Ils lèchent parfois le corps des ouvrières jeunes, ou bien se lèchent entre eux.

Si ces mâles ont, vis-à-vis des autres individus, un peu plus d'indépendance que des mâles ailés normaux (encore les mâles ailés de *Ponera eduardi* savent-ils non seulement solliciter la régurgitation des ouvrières, mais aussi lécher un instant une proie), ils ne présentent cependant pas les activités des ouvrières : ils ne paraissent pas sortir du nid (en élevage, ils quittent rarement les loges où se trouvent le couvain et les ouvrières jeunes) et ne pratiquent ni chasse, ni transport de proie ou de matériau d'aucune sorte, ni soin du couvain.

Sur ce dernier point, l'abstention constante des mâles aptères de *Ponera eduardi* n'est point un fait général chez tous les mâles ergatoïdes de Fourmis : en forçant une société à déménager, SANTSCHI (1907) a vu à plusieurs reprises un mâle ergatoïde de *Cardiocondyla nuda* Forel, var. *mauritanica* Forel, en train de transporter une larve dans ses mandibules. Je n'ai pu déclencher ce comportement chez les mâles ergatoïdes de *Ponera eduardi*, qui ont d'ailleurs des mandibules presque aussi petites que les mâles ailés, et sans doute peu aptes à la préhension. Peut-être en va-t-il autrement pour les mâles aptères, très fortement mandibulés, de *Ponera punctatissima* (fig. 1) ou de *Ponera oblongiceps* (figuré par M. R. SMITH, 1939) : mais leur biologie semble à peu près inconnue.

* * *

J'ai montré (1948) que les mâles aptères de *Ponera eduardi* s'accouplent avec des ouvrières. Ils sont, du fait même de leur relative lenteur, et bien qu'ils s'y efforcent parfois, tout à fait incapables de saisir les ouvrières complètement pigmentées, noires : celles-ci, très rapides et faisant dans leur marche de nombreux crochets, échappent facilement à leur poursuite. Ils ne s'accouplent qu'avec des ouvrières très jeunes, qui n'ont pas encore acquis la vélocité des individus plus mûrs : soit avec des ouvrières jaune pâle — immobiles parfois durant des heures, — soit avec des ouvrières un peu plus âgées, jaune-gris, qui se déplacent beaucoup, mais pas très rapidement.

La copulation dure beaucoup plus longtemps que chez la plupart des Fourmis. Au début, le mâle, placé dorsalement par rapport à l'ouvrière (on ne peut dire *sur* son dos, car, très souvent, le couple bascule sur le côté), l'enserme étroitement de ses pattes et l'immobilise tout à fait. Il n'est pas rare qu'ensuite le mâle desserre l'étreinte de ses pattes et que les deux partenaires se trouvent placés bout à bout (fig. 2), unis seulement par

leurs pièces génitales. Cette position, dans les accouplements entre Fourmis ailées, est exceptionnelle ou bien précède de peu la rupture de la copulation. Ici, elle est durable. L'ouvrière, alors, reprend sa mobilité et entraîne le



Fig. 2. — Accouplement entre une ouvrière de *Ponera eduardi* (en haut) et un mâle ergatoïde (en bas); tous deux se déplacent sur des cocons (d'après une photographie).

mâle, appendu à son abdomen, dans les déplacements qu'elle entreprend sur les cocons ou sur les parois du nid.

Il n'est pas rare de voir les mâles aptères s'accoupler avec des ouvrières prêtes à éclore, mais *encore enfermées dans le cocon*. J'ai montré (1952 b) que, chez *Ponera eduardi*, le cocon reste ouvert à l'arrière en un léger pertuis, par lequel sont successivement rejetés le méconium de la larve, sa dernière exuvie et l'exuvie nymphale; c'est aussi par cet orifice postérieur du cocon que, le plus souvent, le jeune adulte sortira. Au moment où la jeune ouvrière a rejeté son exuvie nymphale et laisse dépasser à l'extérieur du cocon son extrémité postérieure, un mâle ergatoïde peut venir la féconder. Plusieurs mâles peuvent s'attacher en même temps à un seul cocon, qui est alors complètement chiffonné. Ces accouplements durent assez longtemps (beaucoup plus que les brèves copulations

des mâles ailés de Fourmis) et se renouvellent : l'éclosion de la jeune ouvrière peut en être retardée. Cependant, une fois écloses, ces ouvrières achèvent normalement leur pigmentation et prennent leur comportement adulte.

* * *

Dans les sociétés composées d'ouvrières et de mâles ergatoïdes où se sont effectués ces accouplements, on voit, un peu plus tard, apparaître

des œufs nombreux ; des larves éclosent et se développent normalement. Il en est de même si toutes les ouvrières qui constituent la société étudiée sont nées en élevage : ce qui élimine toute possibilité de fécondation de ces ouvrières par d'autres mâles que les ergatomorphes. On peut ainsi obtenir (non pas dans toutes les sociétés mises en observation, car l'espèce est difficile à élever et très sensible, en particulier, aux variations d'humidité — mais dans un certain nombre de nids) la descendance des mâles ergatoïdes et des ouvrières qu'ils ont fécondées.

Cette descendance a toujours été, jusqu'ici, *formée exclusivement d'ouvrières et de mâles ergatoïdes*, sans qu'apparaissent de mâles ailés ni de femelles ailées. Les ouvrières apparaissent les premières, et seules durant la plus grande partie de l'année. Puis l'on voit naître des mâles ergatoïdes, souvent un peu plus tôt que dans la nature, — du fait, sans doute, de conditions de température et d'alimentation favorables.

Ces mâles aptères nés en élevage peuvent s'accoupler avec les ouvrières, qui sont incomplètement pigmentées à ce moment ; ces ouvrières peuvent pondre à leur tour. On met ainsi en évidence, dans l'espèce *Ponera eduardi*, l'existence d'un *cycle de reproduction où n'interviennent que des ouvrières et des mâles ergatoïdes*, sans intervention ni apparition de femelles vraies ni de mâles ailés.

III. — LES DEUX CATÉGORIES D'OUVRIÈRES DE *PONERA EDUARDI*

Avant de rechercher quelle peut être, par rapport aux reproducteurs aptères, la signification des sexués ailés de la même espèce, il importe de préciser un point important relatif aux ouvrières, et en particulier à celles qui sont fécondes.

1. LES DEUX CATÉGORIES D'OUVRIÈRES DE *Ponera eduardi*.

Dans les sociétés de *Ponera eduardi* à sexués aptères — qu'il s'agisse de sociétés récoltées dans la nature ou obtenues en élevage, — les ouvrières ne sont pas toutes semblables : un examen attentif permet de distinguer parmi elles des ouvrières *minor* et des ouvrières *major*.

Entre ces deux catégories, les différences morphologiques sont légères. La différence de taille est parfois sensible, mais peut être très faible, voire nulle : longueur des *minor*, 2,6 à 3 mm ; longueur des *major* : 3 à 3,5 mm, rarement 4 mm. Les ouvrières *major* ont l'abdomen un peu plus large que les *minor*. La largeur relative de leur thorax est à peine plus grande que chez les *minor* ; sa structure reste exactement celle d'un thorax d'ouvrière, sans rien de l'architecture complexe qu'il présente chez les femelles ailées, ni la moindre trace d'attaches alaires.

La seule différence morphologique bien nette (parfois difficile à déceler

sur le vivant, mais toujours aisée à mettre en évidence sur un animal mort ou anesthésié, examiné avec un grossissement assez fort, à la loupe binoculaire) porte sur les yeux composés. Chez les *minor*, les yeux, ronds ou légèrement ovales, sont minuscules, parfois indistincts à un faible grossissement ; ils ne font à peu près pas saillie sur les côtés de la tête. Les yeux des ouvrières *major* sont ovales, allongés dans le sens antéro-postérieur (l'axe d'allongement étant, de plus, un peu incliné vers l'avant) et de taille beaucoup plus grande : leur plus grande dimension égale deux à trois fois le diamètre (ou la plus grande dimension) de l'œil des *minor*. Même chez les ouvrières *major*, les yeux ne forment sur les côtés de la tête qu'un relief très léger, à la différence des femelles ailées, dont les yeux composés, beaucoup plus gros, font une saillie bien accentuée, facilement visible de dessus.

Dès la description de l'espèce, FOREL (1884) avait parfaitement distingué, dans une même société, les deux catégories d'ouvrières et noté l'absence d'individus de type intermédiaire. Sans préciser la forme ni les dimensions des yeux de chacun des deux types, il caractérisait ceux-ci par le nombre de facettes oculaires : 8 à 11 facettes chez les *minor*, 35 à 50 chez les *major*.

FOREL n'a décrit, en 1884, que les individus d'un seul nid. Si l'on examine des individus plus nombreux et provenant d'un grand nombre de sociétés, on constate que le nombre des ommatidies, chez les *minor*, peut être très inférieur à celui qu'indique FOREL : 2 ou 3, et peut-être une seule. Chez les *major*, le nombre de facettes n'est parfois que de 25 à 28 et me semble bien rarement atteindre le nombre de 50, que mentionne FOREL (1).

Le décompte des facettes est d'ailleurs malaisé, parfois incertain : chaque ommatidie n'a qu'un diamètre de 12 millièmes de millimètre environ, et leur très faible relief rend souvent difficile l'identification de chacune. Aussi ai-je préféré mesurer à l'aide de l'oculaire micrométrique, chez les ouvrières des deux catégories, les dimensions des yeux : diamètre des yeux ronds, et, pour ceux qui sont ovales, plus grande dimension (ou « longueur » mesurée selon l'axe antéro-postérieur) et plus petite dimension (ou « hauteur », mesurée selon un axe à peu près dorso-ventral). Pour des ouvrières provenant des Pyrénées-Orientales, ces dimensions (en millièmes de millimètre) varient entre les limites suivantes :

— ouvrières *minor* : diamètre de l'œil : 35 à 40 μ ; ou bien, lorsque l'œil est ovale : longueur 40 μ , hauteur 30 μ (2) ;

— ouvrières *major* : les dimensions de l'œil, qui est toujours ovale, varient de $100 \times 75 \mu$ à $125 \times 95 \mu$.

De quelques dissections sommaires, il résulte que les ouvrières *major* possèdent des ovaires formés d'ovarioles bien développées et contenant des œufs apparemment mûrs ; tandis que l'appareil génital des ouvrières *minor* apparaît extrêmement réduit et tout à fait dépourvu d'œufs.

(1) Peut être existe-t-il, quant à la dimension des yeux des ouvrières de chaque catégorie, des différences entre la société de *Ponera eduardi* étudiée par FOREL, qui provenait des environs d'Oran, et celles que j'ai examinées, qui viennent des Pyrénées-Orientales. Il est possible qu'il y ait sur ce point, à l'intérieur de chaque catégorie d'ouvrières, des variations géographiques, venant plus ou moins compliquer le problème envisagé plus loin (p. 251 sq.).

(2) Les chiffres qu'a bien voulu me communiquer M. H. KUTTER, pour des ouvrières *minor* provenant d'autres localités (trois individus venant de Cabris, trois d'Alasio, un de Ténériffe, cf. p. 253 et 254), sont un peu différents : diamètre des yeux ronds, 45 à 50 μ ; dimensions des yeux ovales : de $40 \times 50 \mu$ à $45 \times 50 \mu$. Sans doute y a-t-il là une variation géographique analogue à celle qui est mentionnée plus haut (cf. note 1), mais la variation est faible et n'altère nullement la distinction très nette des deux types d'ouvrières, dans chaque localité.

* * *

2. « OUVRIÈRES MAJOR » ET « FEMELLES APTÈRES ».

Il importe de bien distinguer ces ouvrières *major* (qui, nous le verrons un peu plus loin, sont fécondes) des femelles aptères que l'on rencontre dans des espèces voisines.

Le nom d'ouvrières *major* et *minor* a été donné d'emblée par FOREL (1884) aux deux catégories d'ouvrières de *Ponera eduardi*, et ces dénominations ont été conservées dans les travaux ultérieurs du même auteur (1894, etc.). EMERY (1895, etc.) appelle *femelles ergatoïdes* les ouvrières *major* de FOREL : « femelles » parce qu'il les suppose — à juste raison — fécondes, et « ergatoïdes » à cause de leur « aspect » d'ouvrières. Il me semble préférable de conserver les termes employés par FOREL et d'appeler toujours « ouvrières » les individus de sexe femelle présentant un certain nombre de caractères morphologiques dont le principal, le plus constant, est l'extrême simplification du thorax et sa réduction de volume par rapport à celui des femelles vraies, ailées. Si l'on devait renoncer à cette règle de langage et appeler « femelle » toutes les Fourmis susceptibles de pondre, c'est à chaque instant qu'une catégorie d'individus de telle ou telle espèce de Fourmis perdrait le nom d'ouvrières pour prendre celui de femelles : le langage myrmécologique, déjà complexe (mais cette complexité est à la mesure des faits), deviendrait peu compréhensible.

On retrouve des ouvrières *major*, à thorax aussi réduit que les *minor*, et comme elles dépourvues d'ocelles (1), chez d'autres *Ponera* : EMERY (1895) en a observé, à côté d'ouvrières à yeux très petits, dans des sociétés de *Ponera coarctata* Latr. de Sicile.

Ces individus aptères, à thorax réduit, sans ocelles, mais pourvus d'yeux relativement volumineux (ouvrières *major*), sont bien différents d'une autre catégorie d'individus que W. M. WHEELER (1937, p. 82) appelle *ergatogynes*, et que je préfère nommer *femelles aptères* (ou *femelles subaptères*, selon le cas). Il s'agit de Fourmis dépourvues d'ailes dès leur éclosion (ou, selon le cas, n'en présentant que des moignons), mais qui conservent par ailleurs tous les caractères des vraies femelles : présence d'ocelles, yeux volumineux, complexité et volume du thorax, netteté des sutures entre les diverses pièces thoraciques.

De telles femelles aptères existent chez beaucoup d'espèces de Fourmis : soit occasionnellement, soit de manière régulière ; soit en même temps que des femelles ailées, soit seules et, semble-t-il, en place des femelles ailées. Il est impossible d'énumérer ici tous les cas connus (voir, par exemple, WHEELER, 1937, p. 82). Citons seulement, parmi les *Ponera*, *Ponera coarctata* Latr., var. *pennsylvanica* Buckley (HOLLIDAY, 1903) : un seul individu trouvé avec des mâles, des femelles et des ouvrières, en Connecticut, et un autre en Illinois ; donc, ici, apparition occasionnelle, anomalie probable (2). Parmi les Fourmis parasites, citons *Plagiolepis xene* Stårcke, chez qui l'on trouve simulta-

(1) A la différence des femelles ailées. L'absence d'ocelles est caractéristique des ouvrières chez les *Poneridæ* ainsi que chez beaucoup d'autres Fourmis, mais non chez toutes les espèces de *Formicoidea* ; chacun sait que les ouvrières de *Formica*, par exemple, ont des ocelles.

(2) Miss HOLLIDAY, élève de WHEELER, a confondu, sous le même terme de « femelles ergatoïdes » (équivalent des « ergatogynes » de WHEELER, 1937), la femelle aptère de *Ponera coarctata* Latr., var. *pennsylvanica* Buckley (qui a des ocelles, des yeux aussi gros que ceux des femelles ailées et un thorax assez complexe) et des individus de *Ponera opaciceps* Mayr, dont le thorax est très peu différent de celui des autres ouvrières et qui se séparent de celles-ci presque uniquement par la taille des yeux (53 facettes au lieu de 10). Dans le premier cas, il s'agit, à mon sens, de *femelles aptères*, et, dans le second, d'ouvrières *major*. Sans doute, toute classification et tout langage sont-ils affaire de convention ; mais il est préférable de choisir des termes qui séparent nettement des formes très différentes, comme celles figurées par HOLLIDAY (1903, fig. G, a, et fig. H).

nément des femelles ailées, des femelles brachyptères ou subaptères et des femelles aptères, dans les mêmes sociétés (STUMPER et KUTTER, 1952) (1).

Bien entendu, de même qu'il existe des intermédiaires entre femelles ailées et femelles aptères (c'est le cas chez *Plagiolepis xene*, par exemple), il peut exister, et il existe en fait, dans certaines espèces de Fourmis, des formes de passage entre femelle aptère et ouvrières major, cette transition comportant : disparition plus ou moins complète des ocelles, simplification progressive du thorax, réduction de taille, etc. De tels cas ont été signalés à mainte reprise. Citons seulement quelques espèces : *Formicoxenus nitidulus* Nyl. (ADLERZ, 1844 ; STUMPER, 1921), *Leptothorax emersoni* Wheeler (HOLLIDAY, 1903), *Leptothorax acervorum* Fabr. (WASMANN, 1895, etc.). J'ai souvent observé de telles formes de transition — auxquelles conviendrait le terme d'*ergatogynes* — chez divers *Leptothorax*, dont *Leptothorax acervorum*.

Précisons que le polymorphisme de *Ponera eduardi*, déjà complexe puisqu'il comporte deux catégories de mâles, des femelles ailées et plusieurs types d'ouvrières, ne fait intervenir ni femelles aptères ni ergatogynes telles que je viens de les définir.

*
* * *

3. LE RÔLE DES OUVRIÈRES *major* DE *Ponera eduardi*.

Comment les mâles ergatomorphes se comportent-ils vis-à-vis des ouvrières de chacune des deux catégories ? Quelles sont les ouvrières pondueuses, dans ces sociétés sans femelles vraies ?

A vrai dire, les différences morphologiques entre les deux types d'ouvrières de *Ponera eduardi* (p. 245) sont minimales et souvent difficiles à déceler sur les animaux vivants, dont les mouvements sont rapides. D'un noir mat comme le reste de la tête et du corps, les yeux, qui ne font guère saillie sur le côté, ne se distinguent pas facilement chez les ouvrières complètement pigmentées. Bruns ou noirs, ils apparaissent mieux sur les téguments jaune pâle des ouvrières très jeunes : mais, situés très en avant, presque à la base des mandibules, ils sont très souvent cachés par les antennes. Cependant la taille des yeux constitue le seul caractère valable pour distinguer de façon sûre une ouvrière *major* d'une *minor*. D'où la difficulté des observations éthologiques visant à comparer le comportement de ces deux types d'individus. Une partie seulement des observations s'accompagne de précisions sur la catégorie d'ouvrières observée.

Les mâles ergatoides semblent s'apparier indifféremment avec les ouvrières *minor* ou *major* : non seulement ils les saisissent souvent alors qu'elles sont encore dans le cocon (et il est douteux qu'ils puissent alors les distinguer), mais, en fait, on voit les mâles tenter de s'accoupler avec des individus, voire des objets très divers : ouvrières pigmentées (alors ils échouent : cf. p. 243), ouvrières incomplètement pigmentées ou enfermées

(1) Ayant trouvé dans le Midi de la France cette Fourmi parasite, jusqu'ici connue seulement d'Italie et de Suisse, j'ai pu constater, après KUTTER et STUMPER, la présence simultanée de ces divers types de femelles, de même que l'étonnante gynécoidie des mâles de cette espèce (cf. p. 240) (LE MASNE, 1956).

dans le cocon (l'accouplement est alors efficace), cocons saisis à l'envers, autres individus mâles (surtout lorsque ceux-ci sont déjà accrochés à un cocon), mais aussi nymphes extraites prématurément de leur cocon par les ouvrières ou n'ayant jamais été enveloppées d'un cocon (voir LE MASNE, 1952 *b*, p. 30), voire fragment de nymphe déjà dépecée par les ouvrières. Il semble que les tentatives d'appariement soient déclenchées par le moindre leurre ayant vaguement la forme d'une ouvrière ou d'un cocon.

Il n'y a donc pas lieu de penser que les mâles choisissent des ouvrières de tel ou tel type. D'autre part, m'étant provisoirement limité à des observations éthologiques, il m'est pour le moment impossible de dire quels sont, parmi les accouplements entre mâles ergatoïdes et ouvrières de type ou d'âge différents, ceux qui sont efficaces quant à la fécondation.

Je suis mieux renseigné quant à la ponte ; j'ai indiqué plus haut (p. 246) que seules les ouvrières *major* semblent pourvues d'ovarioles fonctionnels. *Seules ces ouvrières major paraissent capables de pondre* : du moins, toutes les fois qu'une ouvrière pondreuse a pu être observée dans des conditions assez favorables pour déterminer à quel type elle appartenait, il s'agissait d'un individu macrophtalme.

D'autre part les observations montrent que de telles sociétés fournissent, durant la plus grande partie de l'année, des ouvrières *minor* en très grande majorité, sinon exclusivement. Les individus *major* n'éclosent que durant la période de reproduction et les semaines qui précèdent. C'est-à-dire qu'au moment où naissent des mâles ergatomorphes la société contient aussi des ouvrières *major* à divers degrés de maturation pigmentaire. A la même époque, d'ailleurs, des ouvrières *minor* continuent à éclore.

IV. — LES SEXUÉS AILÉS DE *PONERA EDUARDI*. LES SOCIÉTÉS A SEXUÉS AILÉS

Dans la nature, je n'ai jamais trouvé de sexués ailés au sein des mêmes sociétés que les mâles ergatoïdes. En élevage, je n'ai, jusqu'ici, jamais obtenu de femelles ou de mâles ailés dans la descendance des mâles ergatoïdes et des ouvrières *major*.

J'ai cependant observé des sociétés de *Ponera eduardi* qui renfermaient ou fournissaient des sexués ailés : mâles de type normal, et femelles vraies possédant, avec des ailes, un thorax développé et complexe, des ocelles et des yeux composés volumineux.

J'ai trouvé ces sociétés à sexués ailés dans les Pyrénées-Orientales, dans les *mêmes localités* et les *mêmes conditions écologiques* que les nids qui contenaient ou fournissaient par la suite des mâles aptères. Les deux types de sexués — ailés et aptères — apparaissent à la même époque. Parfois des sociétés à mâles ergatoïdes et d'autres sociétés pourvues de sexués ailés se trouvent très voisines les unes des autres : quelques mètres, voire quelques décimètres seulement les séparent ; malgré cette proximité, *elles m'ont toujours paru bien distinctes et tout à fait séparées*.

J'ai observé aussi des sexués ailés (et eux seuls) dans une société de *Ponera eduardi* qui a été introduite involontairement au Laboratoire d'Évolution, sans doute avec des bois attaqués par *Reticulitermes santonensis* Feyt., amenés de La Rochelle ; cette société prospère dans un bac garni de terre, placé dans une salle climatisée (température 22-24°, humidité relative 70-80 p. 100). Du fait des conditions climatiques constantes, elle fournit des individus ailés durant une grande partie de l'année.

Dans les sociétés à sexués ailés, on ne trouve (et l'on n'obtient à partir des larves ou des cocons recueillis) à peu près exclusivement que des ouvrières de type *minor* ; les *major* manquent toujours. Mais dans quelques-unes de ces sociétés on trouve, toujours en petit nombre, des individus dont les yeux sont nettement plus grands que ceux des ouvrières *minor*, et plus petits que ceux des *major* vraies rencontrées dans les sociétés à mâles ergatoïdes. Entre ces individus à ceil de taille moyenne, qu'on pourrait appeler « *media* », et les *minor*, il n'existe pas de type intermédiaire. Jamais, jusqu'ici, je n'ai vu ces *media* pondre des œufs.

Il serait très important de connaître la descendance des sexués ailés. Malheureusement, je n'ai jamais pu entretenir un élevage durable de telles sociétés, faute, sans doute, d'avoir capturé la reine féconde ou d'avoir obtenu le vol nuptial au laboratoire. Les sociétés périssent toujours — parfois au bout de quelques mois seulement — sans avoir donné de couvain viable. Les femelles, qui perdent leurs ailes (après des délais très variables, et souvent avec des déchirures anarchiques), survivent les dernières, en groupes homogènes qui peuvent subsister des mois. Dans ces sociétés anormales, de composition déséquilibrée, chasse et dépeçage des proies s'effectuent à peu près comme dans les sociétés normales. Il arrive que ces femelles pondent quelques dizaines d'œufs, mais ceux-ci ne m'ont jusqu'ici jamais donné de larves : ce n'est pas, apparemment, faute de soins, car ces femelles (ou les ouvrières lorsqu'il en reste) soignent les œufs de manière normale. On peut en conclure que les sexués ailés — à la différence des sexués aptères — ne peuvent s'accoupler dans le nid ; sans doute le vol nuptial est-il nécessaire, ce qui n'a rien d'étonnant. D'autre part, les femelles ailées ne semblent pas capables de parthénogenèse, même arrhénotoque.

Il n'est donc pas possible de dire, pour le moment, si les sociétés à sexués ailés ne produisent que des ouvrières et d'autres sexués ailés, à l'exclusion de reproducteurs aptères. La société qui subsiste dans une salle chaude du Laboratoire plaiderait en faveur de cette hypothèse, puisqu'elle fournit comme sexués seulement des ailés. Mais cette société se trouve dans des conditions anormales et ne peut suffire à asseoir une conclusion. Peut-être verra-t-on un jour, soit dans la nature, soit dans un élevage prospère, apparaître, dans la descendance de sexués ailés, des ouvrières *major* et des mâles ergatoïdes. Rien ne confirme cette hypothèse, mais il n'est pas possible non plus de la rejeter définitivement.

L'échec rencontré dans l'élevage des sociétés à sexués ailés ne doit nullement faire douter que ceux-ci soient des reproducteurs fonctionnels.

La société qui persiste dans une salle climatisée du Laboratoire le montre bien, puisque son maintien est assuré par ces sexués ailés, sans intervention de mâles ergatoïdes. D'autre part, j'ai trouvé — une seule fois — une fondatrice isolée de *Ponera eduardi* : femelle vraie, désailée normalement, accompagnée de quelques œufs. La rareté de cette découverte ne doit pas faire douter qu'il s'agisse d'un phénomène normal : pour bien des espèces de Fourmis (de *Leptothorax*, par exemple), qui pratiquent à coup sûr la fondation indépendante des sociétés, on ne trouve que rarement la femelle fondatrice.

V. — L'HYPOTHÈSE DE DEUX VARIÉTÉS DISTINCTES DE *PONERA*

Quelle est donc la signification de ces deux types de sociétés de *Ponera eduardi* ? S'agit-il de deux formes distinctes, l'une pourvue de sexués ailés et d'ouvrières presque toujours *minor*, l'autre possédant des mâles ergatoïdes et des ouvrières de deux catégories : *minor* stériles et *major* fécondes ? On ne trouve dans chaque société (aussi bien dans la nature qu'en élevage) que des mâles d'une seule catégorie ; — le passage d'un type de société à l'autre n'a, jusqu'ici, jamais été observé ; — enfin, les sociétés de l'un et l'autre type coexistent dans la même région, séparées, mais très voisines : de tous ces faits, peut-on conclure qu'il s'agit de lignées distinctes, incapables actuellement de se mélanger, ou bien même de races ou de variétés différentes ?

Avant même que FOREL (1904) ait signalé l'existence de mâles ergatoïdes chez *Ponera eduardi*, et alors qu'on ne connaissait que les mâles ailés, l'hypothèse de deux variétés distinctes de cette espèce avait déjà été proposée par EMERY (1895), avec beaucoup de prudence d'ailleurs. L'idée d'EMERY avait pour base la simple considération des deux catégories d'ouvrières et de leur répartition géographique. Pour lui, la forme de *Ponera eduardi* la plus commune dans la région méditerranéenne de l'Europe posséderait des sexués ailés ; et il se pourrait qu'en Afrique du Nord, au contraire, on ne rencontre que la forme à ouvrières *major* (c'est-à-dire, nous le savons maintenant, à mâles ergatoïdes). Il s'agirait alors de deux variétés différentes, dont les aires de répartition seraient en partie distinctes. Dans cette hypothèse, la région côtière des Pyrénées-Orientales, où je trouve les deux formes (et où déjà EMERY savait, par des récoltes de F. DE SAULCY, que les ouvrières *major* et les femelles ailées coexistent), représenterait, pour *Ponera eduardi*, une zone de rencontre de la forme européenne et de la forme d'Afrique du Nord. Ce fait n'aurait rien de surprenant, car cette région héberge, à côté de nombreuses formes européennes, des espèces non seulement espagnoles, mais vraiment africaines : qu'il suffise de citer le Coléoptère myrmécophile *Paussus favieri* Fairm. ou bien la Grenouille peinte, *Discoglossus pictus* Otth.

Il est nécessaire de confronter cette hypothèse avec tous les documents dont nous pouvons disposer sur la répartition des deux types de sociétés

de *Ponera eduardi*. Malheureusement, ces renseignements sont plus rares qu'on ne l'attendrait : en effet, le plus souvent les auteurs mentionnent la présence de l'espèce en telle ou telle localité sans donner la moindre précision sur les castes observées ; ou bien ils indiquent « ouvrières », sans dire de quel type d'individu il s'agit. Même les auteurs qui se sont intéressés aux différences existant entre les diverses ouvrières, tels FOREL ou EMERY, ne donnent, bien souvent, aucun renseignement précis.

Il faut d'ailleurs remarquer que seules des indications portant sur les sexués eux-mêmes seraient tout à fait valables à cet égard : or le mâle ergatoïde de *Ponera eduardi* semble n'avoir jamais été observé depuis le travail de FOREL (1904) jusqu'à mes propres récoltes, ni depuis celles-ci ; et les sexués ailés, qui n'apparaissent que durant quelques semaines chaque année, manquent souvent dans les collections. La présence d'ouvrières *minor* dans une localité ne renseigne nullement, puisque ces individus existent dans les deux types de sociétés. La rencontre d'individus macrophthalmes, par contre, rend probable la présence de mâles ergato-morphes dans la même localité ; elle ne peut toutefois en donner l'assurance complète : nous avons vu en effet (p. 250) que les sociétés à sexués ailés peuvent comporter quelques individus *media*, à yeux beaucoup plus gros que ceux des *minor*, et sur la signification desquels nous sommes encore mal renseignés.

On trouvera énumérées ci-dessous les indications que j'ai pu réunir grâce à l'étude détaillée de la littérature myrmécologique, et à l'examen des collections du Muséum National d'Histoire Naturelle (1), des exemplaires que divers collègues (2) ont bien voulu me communiquer ou étudier à mon intention, enfin de mes propres récoltes. Considérés isolément, certains de ces renseignements n'ont pas *actuellement* d'intérêt propre, mais leur ensemble apporte quelque lumière, et chacun d'eux peut s'éclairer à la suite de découvertes ultérieures, ou bien donner dès maintenant des suggestions quant aux localités qu'il convient de prospecter.

France. — 1. Ile de Ré : ♀♀ *minor* (BAUDOIN).

2. La Rochelle : ♂♂ et ♀♀ ailés, ♀♀ *minor*, quelques ♀♀ *media* (LE MASNE ; la localité est incertaine : société introduite involontairement au Laboratoire ; cf. p. 250).

3. Bordeaux : 1 ♀ *minor* (LEGRAND, collection générale du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris).

4. Arcachon : 1 ♀ *minor* (même collection).

5. Pyrénées-Orientales, zone côtière : ♀ désailée, ♀♀ *minor*, ♀♀ *major* (DE SAULCY, *in* EMERY, 1895) ; sociétés à ♂♂ et ♀♀ ailés et ♀♀ *minor*, et sociétés à ♂♂ ergatoïdes, ♀♀ *minor* et ♀♀ *major*, bien distinctes (LE MASNE).

6. Montpellier et garrigues des environs : 16 ♀♀ *minor*, 7 ♀♀ *major* (LICHTENSTEIN, collection LICHTENSTEIN-PICARD, Muséum de Paris) ; ♀♀ ailées et ♀♀ désailées (LAVAGNE, même collection ; la localité n'est certaine que pour l'une des ♀♀ désailées, et seulement probable pour les autres ♀♀).

7. Marseille : 2 ♀♀ *minor* (SANTSCHI, collection générale du Muséum de Paris) ; ♀♀ (F. BERNARD, *in litteris*).

(1) Dont l'étude m'a été facilitée par M. J. AUBER, que je remercie vivement.

(2) En particulier MM. R. BAUDOIN, F. BERNARD et H. KUTTER, à qui j'exprime ma reconnaissance.

8. Hyères : 1 ♂ *minor* (LÉVEILLÉ, collection générale du Muséum de Paris).

9. Caillan (Var) : 1 ♂ ailé (L. BERLAND, même collection).

10. Environs de Fréjus et de Saint-Raphaël : ♂♂ ailés (F. BERNARD, 1935), 5 ♀♀ *minor* (*idem, in litteris*) : la longueur de ces 5 ♀♀ varie de 2,5 à 2,75 mm ; le nombre des facettes de leurs yeux composés varie de 3 à 10 ; il s'agit donc d'individus *minor*).

11. Cabris (Alpes-Maritimes) : 1 ♂ *minor* (H. KUTTER, *in litteris*).

12. Nice : 6 ♀♀ *minor* (Muséum de Paris, collection générale).

13. Menton : 1 ♂ *minor* (Muséum de Paris, collection LICHTENSTEIN-PICARD).

14. Porto-Vecchio (Corse) : 2 ♀♀ *minor* (Muséum de Paris, collection ANDRÉ).

Italie. — 1. Bordighera, Ospedaletti : ♀♀, sans précisions (DONISTHORPE, 1926) ; Allassio : 3 ♀♀ *minor* et 1 ♂ *major* (H. KUTTER, *in litteris*).

2. Naples : ♀♀ ailées, ♂♂ ailés, ♀♀ *minor* seulement (EMERY, 1895).

3. L'espèce existe également dans toute l'Italie du Sud, sur la côte tyrrhénienne, en Sardaigne, en Sicile, dans les petites îles italiennes (EMERY, 1914, 1916 *a* et *b*), ainsi qu'aux environs de Trieste (FINZI, 1928) ; mais pour aucune de ces localités nous ne possédons d'indications sur les castes présentes, — du moins dans la littérature : M. H. KUTTER possède dans sa collection 4 ♀♀ *minor* de Calabre (récoltées par MENOZZI).

Dalmatie. — Salona : 1 ♀ désailée ; Ragusa : 1 ♂ *minor* (MÜLLER, 1923).

Grèce. — Aucune indication à ma connaissance.

Herzégovine (sans autre précision). — ♀♀ *minor* et *major* (FOREL, 1913).

Asie Mineure. — Burghar Dagh : ♀♀ *minor* et *major* (FOREL, 1913).

Liban. — ♀♀ *minor* (ANDRÉ, collection ANDRÉ, Muséum de Paris ; EMERY, 1895).

Syrie, Palestine, Égypte, Libye. — Aucune indication à ma connaissance.

Tunisie. — Tunis : ♀♀ ailées, au vol (F. BERNARD, *in litteris*) ; Le Kef : 1 ♂ *minor* (Muséum de Paris, collection générale) ; Tozeur : ♀♀ (EMERY, 1891 ; voir rectification quant au nom de l'espèce : EMERY, 1895).

Algérie. — Alger : ♀♀ ailées, au vol (F. BERNARD, *in litteris*) ; environs d'Oran : ♀♀ *minor* et ♀♀ *major* dans la même société (FOREL, 1884).

Maroc. — Tanger : 1 ♂ *major* (SAUNDERS, *in* EMERY, 1895) ; Rabat, Volubilis : ♀♀ (THÉRY, ALLUAUD, *in* SANTSCHI, 1929) ; marais d'Esmir : ♀♀ (THÉRY, *in* SANTSCHI, 1936).

Baléares. — Porto Pi : ♀♀ (EIDMANN, 1926).

Espagne. — Pozuelo de Calatrava : ♀♀ et ♀♀ (MENOZZI, 1922) ; 2 ♀♀ *minor* étiquetées « Espagne » sans autre indication (collection ANDRÉ, Muséum de Paris).

Madère. — Palheira : ♀♀ *minor*, ♀♀ *major* et 1 ♂ ergatomorphe, pris ensemble (F. SCHMITZ, *in* FOREL, 1904) ; Furado, Funchal : ♀♀ avec des ♀♀ (F. SCHMITZ, *in* FOREL, 1904 : mais FOREL, cette fois, n'indique pas de quelle catégorie d'ouvrières il s'agit...).

Canaries. — ♀♀, sans précision (SANTSCHI, 1908) ; Ténériffe : 2 ♀♀ de 2,3 mm de long, donc sans doute du type *minor* (STITZ, 1916), 1 ♂ *minor* (KUTTER, *in litteris, ex* collection SANTSCHI).

Açores. — *a.* San Miguel, Furnas : ♀♀ et ♀♀ (CHOPARD et MÉQUIGNON, *in* SANTSCHI, 1933, et DONISTHORPE, 1936) ; 2 ♀♀ ailées, 1 ♀ désailée, 6 ♀♀ *minor* et 5 ♀♀ *media* [l'œil de ces dernières est plus grand que celui des *minor*, mais un peu plus petit que celui des ♀♀ *major* des Pyrénées-Orientales] (CHOPARD et MÉQUIGNON, collection générale, Muséum de Paris) ; *b.* San Miguel, Ponta Delgada : ♀♀ (WHEELER, 1908 ; DONISTHORPE, 1936) ; 7 ♀♀ *minor* et 1 ♂ *media* (CHOPARD et MÉQUIGNON, collection générale, Muséum de Paris) ; *c.* San Miguel, Sete Cicades : ♀♀ et ♀♀ (CHOPARD et MÉQUIGNON, *in* SANTSCHI, 1933, et DONISTHORPE, 1936) ; 2 ♀♀ *minor* et 2 ♀♀ *media* (CHOPARD et MÉQUIGNON, collection générale, Muséum de Paris).

Bien qu'il présente des lacunes importantes, ce tableau fournit cependant quelques données valables :

1° Les deux formes de *Ponera eduardi* (sociétés à sexués ailés et sociétés

à sexués aptères) coexistent certainement dans la zone côtière des Pyrénées-Orientales, ainsi qu'à Madère.

2° Il en va peut-être de même à Montpellier : à condition que la présence d'ouvrières *major* soit liée à celle de mâles ergatoïdes, ce qui me paraît très probable.

3° En ce qui concerne les Açores, il est impossible de conclure de façon certaine, faute de savoir si les ouvrières à œil « moyen » qu'on y trouve sont l'équivalent des ouvrières *major* des Pyrénées-Orientales (et liées comme elles à des mâles ergatoïdes), ou bien correspondent aux ouvrières *media* que je trouve dans certaines sociétés à sexués ailés (cf. p. 250).

4° Pour toute une série de régions (Oran, Tanger, Herzégovine, Asie Mineure), nous connaissons des ouvrières *major*, et aucun sexué ailé. Il est probable que l'on y trouvera quelque jour des mâles ergatoïdes, mais rien ne permet d'affirmer que les sexués ailés y manquent vraiment : leur absence dans les collections peut tenir simplement à la date des récoltes. C'est ainsi qu'à l'époque (mars-avril) du voyage de FOREL (1884) aux environs d'Oran, les nids ne contenaient certainement pas de sexués.

5° Par contre, nous ne connaissons que des ouvrières *minor* et, en plusieurs cas, des sexués ailés, pour nombre de régions qui ont été parcourues par des entomologistes de valeur : Sud-Ouest de la France (Ré, La Rochelle, Bordeaux, Arcachon), Sud-Est de la France (Marseille, Var, Alpes-Maritimes, Corse), Dalmatie, et toute l'Italie, à la seule exception d'Alassio (1).

On voit que la répartition géographique des deux types de sociétés de *Ponera eduardi* (ou des deux formes de cette espèce, s'il s'agit bien de deux formes distinctes) est fort complexe, et très différente du schéma proposé il y a cinquante ans — avec beaucoup de modération, d'ailleurs — par EMERY (1895). En fait, les reproducteurs aptères existent certainement en *plusieurs* régions de l'Europe méditerranéenne et des îles atlantiques, et y coexistent parfois avec des sexués ailés. La présence de sexués aptères est probable en certains points d'Afrique du Nord. Par contre, ils paraissent manquer dans une bonne partie de la France méridionale et en Italie : mais la découverte d'une ouvrière *major* à Alassio (KUTTER, cf. plus haut) invite à poursuivre les recherches, même en des régions si bien étudiées.

Pour compléter ces données, il conviendrait d'examiner, dans les collections des grands myrmécologues disparus (EMERY, FOREL, MENOZZI, SANTSCHI...), les exemplaires de *Ponera eduardi* qu'ils ont eus en main, et dont ils n'ont pas cru nécessaire de préciser la caste. Il faudrait, d'autre part, étudier des sociétés de *Ponera eduardi* aussi complètes que possible, recueillies de préférence à l'époque de la reproduction (c'est-à-dire très probablement d'août à octobre, selon les régions), et provenant de tout

(1) L'ouvrière *major* trouvée par H. KUTTER à Alassio est à coup sûr de type macrophtalme (dimensions de l'œil : $105 \times 70 \mu$) ; bien qu'unique, cet individu donne une indication tout à fait intéressante, puisque jusqu'ici aucune ouvrière *major* de *P. eduardi* n'était connue d'Italie ni du Sud-Est de la France.

le pourtour de la Méditerranée ou, plus généralement, de tout le Sud de l'Europe, d'Asie Mineure, du Proche-Orient, du Nord de l'Afrique et des îles atlantiques. Précisons que la récolte de sociétés complètes, ou même de fragments importants de sociétés de cette espèce, est (comme pour beaucoup d'autres *Ponera*) assez difficile, étant donnée la structure très diffuse des nids ; le plus souvent, on ne découvre qu'un petit nombre d'individus, voire une seule ouvrière, sans parvenir à suivre aucune galerie qui mène au nid.

* * *

Dans l'attente de documents biogéographiques plus complets, je pense que l'hypothèse de deux variétés distinctes de *Ponera eduardi* doit rester présente à l'esprit, mais il n'est pas possible de la considérer comme vérifiée. D'autre part, il convient de rechercher encore, et par d'autres méthodes, si la *séparation sociale* et la *séparation sexuelle* entre les deux types de sociétés sont effectives et rigoureuses.

On peut rappeler, à ce propos, un cas, unique pour le moment, où mâles aptères et ailés cohabitent dans la même société : chez *Cardiocondyla batesi* Forel, var. *nigra* Forel, SANTSCHI (1907) a trouvé, à Kairouan, un mâle ailé dans le même nid que deux mâles ergatomorphes. Il ne saurait, bien entendu, être question de transposer une conclusion d'une espèce à une autre (cette démarche intellectuelle défectueuse a fait commettre trop d'erreurs dans l'étude éthologique des Insectes, et en particulier des Fourmis et des myrmécophiles) : mais cet exemple, qui porte sur l'une des rares espèces de Fourmis à mâles polymorphes, montre que la séparation des deux catégories de mâles n'est pas une règle absolue ; il doit donc inciter à la prudence.

Il serait intéressant, d'autre part, de rechercher si le polymorphisme des mâles revêt, pour les autres espèces de Fourmis où il se manifeste, la signification que j'ai mise en évidence chez *Ponera eduardi*, et si, dans ces espèces, les mâles aptères jouent le même rôle : fécondent-ils des ouvrières, et des ouvrières d'un type particulier ? Je crois que le comportement ni la descendance d'aucun autre mâle ergatomorphe de *Ponera* ou de *Cardiocondyla* n'avaient, jusqu'ici, été observés (1).

Il convient aussi de se demander quelle est la signification de certains cas de dimorphisme de la caste ouvrière, qui évoquent celui de *Ponera eduardi*. Dans une espèce comme *Ponera coarctata*, on rencontre parfois deux catégories d'ouvrières (en Sicile : EMERY, 1895 ; voir plus haut, p. 247) : n'ont-elles pas, dans une certaine mesure, une signification analogue aux deux sortes d'ouvrières de *Ponera eduardi* ? Ici encore, aucune affirmation possible, mais seulement une question posée. Nous sommes loin de connaître de manière suffisante la simple composition des sociétés de certaines espèces de Fourmis, même souvent observées. Rap-

(1) Nous sommes mieux renseignés au sujet des mâles aptères de la Fourmi parasite *Formicoxenus nitidulus* : complètement ergatoïdes, ils constituent la seule forme mâle existant dans cette espèce ; ils s'accouplent avec des femelles ailées, à la surface des dômes de *Formica* où sont installés leurs nids.

pelons à ce propos, une fois de plus, l'exemple des *Cardiocondyla* : chez *Cardiocondyla emeryi*, nous connaissons le mâle ailé depuis 1881 (ANDRÉ), tandis que le mâle aptère n'a été découvert qu'en 1937 (BORGMEIER).

En fait, le polymorphisme des Fourmis, et surtout le dimorphisme du sexe mâle chez certaines espèces ou certains genres, sont loin d'être parfaitement connus : non seulement en ce qui concerne leur déterminisme ou leur signification, mais même dans leurs simples aspects morphologiques. La recherche assidue des individus sexués de certains genres de Fourmis réserve certainement des surprises. *A fortiori* lorsqu'on peut entreprendre leur étude éthologique.

Résumé.

1. Ainsi qu'un petit nombre d'autres Fourmis, *Ponera eduardi* montre un remarquable dimorphisme des mâles : certains sont ailés, de type normal ; d'autres, aptères, ressemblent aux ouvrières. Ces mâles *ergatoïdes* (que FOREL a décrits d'après un unique individu, provenant de Madère) ont été trouvés dans les Pyrénées-Orientales ; leur éthologie et leur descendance ont été étudiées.

2. Les mâles *ergatoïdes* s'accouplent avec des ouvrières encore incomplètement pigmentées, souvent même encore enfermées dans leur cocon. La descendance des ouvrières ainsi fécondées est formée d'ouvrières et de mâles aptères. Il existe chez *Ponera eduardi* un cycle de reproduction où n'interviennent que des reproducteurs aptères.

3. Parmi les ouvrières de ces sociétés, on distingue deux types d'individus : les ouvrières *major* diffèrent des *minor* par la plus grande taille de leurs yeux composés et la présence d'ovaires développés. Les mâles *ergatoïdes* semblent s'apparier indifféremment avec les ouvrières des deux catégories. Mais seules les ouvrières *major* pondent des œufs.

4. Jamais il n'apparaît de sexués ailés dans les sociétés à mâles *ergatoïdes* et ouvrières *major*. Des sociétés de *Ponera eduardi* contenant des sexués ailés ont été observées, souvent très proches des sociétés à reproducteurs aptères, mais bien distinctes de celles-ci. La descendance des sexués ailés n'a pu être étudiée ; il est certain, cependant, qu'il s'agit de reproducteurs fonctionnels. Une femelle fondatrice a été observée.

5. L'espèce *Ponera eduardi* est-elle représentée par deux formes distinctes, l'une produisant des sexués ailés, l'autre des sexués aptères ? C'est à peu près l'hypothèse proposée par EMERY (1895), qui pensait que la variété à sexués ailés était plus commune en Europe et la variété à ouvrières *major* répandue en Afrique du Nord. Les deux formes coexisteraient dans les Pyrénées-Orientales.

En réalité la répartition géographique des deux formes de sociétés est complexe, et trop mal connue encore pour qu'il soit possible d'accepter ou de rejeter de manière définitive l'hypothèse d'EMERY. Il reste d'ailleurs à vérifier si la séparation sociale et sexuelle entre les deux types de sociétés de *Ponera eduardi* est bien rigoureuse.

Zusammenfassung.

1. Wie eine geringe Anzahl anderer Ameisen, weist *Ponera eduardi* einen bedeutenden Dimorphismus der Männchen auf : die einen gehören zum normalen geflügelten Typus, die anderen sind flügellos und den Arbeiterinnen ähnlich. Solche *ergatoide Männchen* (von denen FOREL ein einziges, aus Madeira stammendes, Individuum beschrieben hat) wurden im östlichen Teil der Pyrenäen gefunden. Ihre Ethologie und Nachkommenschaft wurden vom Autor studiert.

2. Die ergatoïden Männchen paaren sich mit Arbeiterinnen, welche noch nicht vollstän-

dig pigmentiert sind, ja sogar mit solchen, die noch in ihrem Kokon eingeschlossen sind. Die Nachkommenschaft auf diese Weise begatteter Arbeiterinnen besteht aus Arbeiterinnen und aus apteren Männchen. Es gibt bei *Ponera eduardi* ein Reproduktionszyklus an welchem nur aptere Geschlechtstiere beteiligt sind.

3. Unter den Arbeiterinnen solcher Kolonien sind zwei Typen zu unterscheiden: die *Major*-Arbeiterinnen besitzen, zum Unterschiede von den *Minor*, größere Fazettenaugen und gut entwickelte Ovarien. Die ergatoiden Männchen scheinen sich gleichartig mit beiden Arbeiterinnen-Kategorien zu paaren, aber nur die *Major*-Arbeiterinnen legen Eier.

4. In ergatoiden Männchen und *Major*-Arbeiterinnen enthaltenden Kolonien entwickelten sich nie geflügelte Geschlechtstiere. Kolonien von *Ponera eduardi*, welche geflügelte Geschlechtstiere enthalten, wurden oft in enger Nachbarschaft von Kolonien mit apteren Geschlechtstieren gefunden, aber in allen Fällen waren die beiden Kolonientypen getrennt. Die Nachkommenschaft der geflügelten Geschlechtstiere konnte nicht studiert werden. Es steht jedoch fest, daß es sich ebenfalls um funktionelle Geschlechtstiere handelt. Eine junge Königin konnte bei Koloniengründung beobachtet werden.

5. Ist die Art *Ponera eduardi* in zwei verschiedene Formen geteilt, von denen die eine nur geflügelte Geschlechtstiere hervorbringt, die andere nur flügellose Männchen und *Major*-Arbeiterinnen als Reproduktoren besitzt? Diese Hypothese wurde durch EMERY (1895) vorgeschlagen. EMERY nahm an, daß die Form mit geflügelten Männchen und Weibchen in Europa verbreitet sei, und die Form mit *Major*-Arbeiterinnen in Nord-Afrika heimisch sei, und daß die beide Typen in den östlichen Pyrenäen gleichzeitig vorhanden sind.

In der Tat ist die geographische Verbreitung der beiden Kolonien-Typen recht komplex und zu wenig gut bekannt, so daß es unmöglich ist die Hypothese von EMERY definitiv zu verwerfen oder anzunehmen. Es bleibt noch zu untersuchen, ob die soziale und sexuelle Trennung der beiden Kolonien-Formen von *Ponera eduardi* wirklich gänzlich ist.

Summary.

1. As in a small number of ant species, *Ponera eduardi* shows a remarkable dimorphism among its males, some being of the normal winged type, the others wingless and resembling the workers. These latter *ergatoid males* (which FOREL described after one single specimen from Madeira) have been found in the eastern part of the Pyrenees. Their ethology and offspring have been studied.

2. The ergatoid males mate with workers which are not yet fully pigmented, or even with workers still enclosed in their cocoons. The offspring of such fertile workers consists of workers and wingless males. *Ponera eduardi* has thus a reproductive cycle in which only apterous reproductives are engaged.

3. Among the workers of such societies, two types of individuals are present: the *major* workers differ from the *minor* in having larger compound eyes and fully developed ovaries. The ergatomorphic males seem to mate indifferently with the workers of both categories; but only the *major* workers can lay eggs.

4. Societies including ergatoid males and *major* workers never produced winged reproductives. Societies with winged males and females have been found, often close to societies with apterous reproductives; but the two types of societies were quite separate. The offspring of the winged reproductives has not been studied. It is however certain that the winged type is functional. A nest-founding female has been observed.

5. Is the species *Ponera eduardi* split into two separate form, of which one produces only winged, the other only apterous reproductives? Such was the hypothesis proposed by EMERY (1895), who thought that the variety with winged reproductives was common to Europe, with the variety with *major* workers belonging to North Africa and the two forms meeting in the eastern Pyrenees.

In fact, the geographical distribution of the two types of societies is rather complex, and too little is known to make it possible either to accept or to reject EMERY's hypothesis. Besides it remains to be seen whether the social and sexual separation of the two types of societies of *Ponera eduardi* is absolute or not.

BIBLIOGRAPHIE.

1884. ADLERZ (G.). — Myrmecologiska Studier. I. *Formicoxenus nitidulus* Nyl. (*Ofv. Vet. Akad. Förh.*, **8**, 43-64).
1881. ANDRÉ (E.). — Catalogue raisonné des Formicides provenant du voyage en Orient de M. Abeille de Perrin (*Ann. Soc. Ent. Fr.*, **6**, 52-78).
1935. BERNARD (F.). — Hyménoptères prédateurs des environs de Fréjus (*Ann. Soc. Ent. Fr.*, **104**, 31-72).
1937. BORGMEIER (T.). — *Cardiocondyla emeryi* Forel no Brasil, e a descoberta do macho ergatoide desta especie (*Rev. Ent.*, Rio, **7**, 129-134).
1932. BRUCH (C.). — Notas biológicas y sistematicas acerca de *Bruchomyrma acutidens* Santschi (*Rev. Mus. La Plata*, **33**, 31-35).
1926. DONISTHORPE (H.). — Ants and myrmecophiles at Bordighera (*Ent. Rec.*, **38**, 5-8 et 17-18). — 1936. The Ants of the Azores (*Ent. Month. Mag.*, ser. 3, **2**, 130-133, et correction importante à la fin du volume).
1926. EIDMANN (H.). — Die Ameisenfauna der Balearen (*Z. Morph. Oekol. Tiere*, **6**, 694-742).
1891. EMERY (C.). — Revue critique des Fourmis de la Tunisie (*Explor. scient. de la Tunisie*, Imp. Nat., Paris, 23 p.). — 1895. Sopra alcune formiche della fauna mediterranea (*Mem. R. Ac. Sci. Ist. Bologna*, **5**, 291-307). — 1906. Zur Kenntnis der Polymorphismus der Ameisen (*Biol. Centralbl.*, **26**, 624-630). — 1914. Contributo alla conoscenza delle Formiche delle Isole Italiane (*Ann. Mus. Civ. St. Nat. Genova*, ser. 3, **6** (= vol. **46**), 244-270). — 1916. a. Formiche d'Italia nuove o critiche (*Rend. Ac. Sc. Ist. Bologna*, 1915-1916, 52-66). — 1916. b. Fauna entomologica italiana. I. Hymenoptera, *Formicidae* (*Bull. Soc. Ent. Ital.*, **47** [1915], 77-275).
1928. FINZI (B.). — Quarto contributo alla conoscenza della fauna mirmecologica della Venezia Giulia (*Bull. Soc. Ent. Ital.*, **60**, 128-130).
1884. FOREL (A.). — Les Formicides de la province d'Oran (*Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, **30**, 1-45). — 1892. a. Le mâle des *Cardiocondyla* et la reproduction consanguine perpétuée (*Ann. Soc. Ent. Belg.*, **36**, 458-462); et note rectificative (*Ibid.*, 536). — 1892. b. Die Ameisenfauna Bulgariens (*Verh. Zool. Bot. Ges. Wien.*, **42**, 305-318). — 1894. Ueber den Polymorphismus und Ergatomorphismus der Ameisen (*Verh. Ges. deutsch. Naturf. Ärzte*, **66**. Vers. Wien, 2^e partie, 142-147). — 1904. Dimorphisme du mâle chez les Fourmis, et quelques autres notices myrmécologiques (*Ann. Soc. Ent. Fr.*, **48**, 421-425). — 1913. Fourmis de la faune méditerranéenne, récoltées par MM. U. et J. Sahlberg (*Rev. suisse Zool.*, **21**, 427-438).
1916. GALLARDO (A.). — Notes systématiques et éthologiques sur les Fourmis Attines de la République Argentine (*An. Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires*, **28**, 317-344). — 1929. Notes sur les mœurs de la Fourmi *Pseudoatta argentina* (*Rev. Soc. Ent. Argentina*, **10**, 197-202).
1955. HASKINS (C. P.), HASKINS (E. F.). — The pattern of colony foundation in the archaic Ant *Myrmecia regularis* (*Insectes sociaux*, **2**, 115-126).
- 1954 HASKINS (C. P.), WHELDEN (R. M.). — Note on the exchange of ingluvial food in the genus *Myrmecia* (*Insectes sociaux*, **1**, 33-37).
1903. HOLLIDAY (M.). — A study of some ergatogynic Ants (*Zool. Jahrb., Abt. Syst.*, **19**, 293-328).
1952. KUTTER (H.). — Über *Plagiolepis rene* Stärcke (*Mitt. schweiz. Ent. Ges.*, **25**, 57-72).

1948. LE MASNE (G.). — Observations sur les mâles ergatoides de la Fourmi *Ponera eduardi* Forel (C. R. Ac. Sc., Paris, **226**, 2009-2011). — 1952. a. Les échanges alimentaires entre adultes chez la Fourmi *Ponera eduardi* Forel (*Ibid.*, **235**, 1549-1551). — 1952. b. Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les Fourmis (*Communic. 1^{er} Congr. U. I. E. I. S.*, Paris, juin 1952; *Bull. Sect. franç. U. I. E. I. S.*, n° 4; et *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 11^e série, **15** [1953], 1-55). — 1953. Observations sur la biologie de la Fourmi *Ponera eduardi* Forel. La descendance des ouvrières fécondées par des mâles ergatoides (C. R. Ac. Sc., Paris, **236**, 1096-1098). — 1956. Deux espèces de Fourmis parasites nouvelles pour la faune française (*à paraître prochainement*).
1918. MENOZZI (C.). Primo contributo alla conoscenza della fauna mirmecologica del Modenese (*Atti Soc. Nat. Math. Modena*, série 5, **4**, 81-88). — 1922. Contribution à la faune myrmécologique de l'Espagne (*Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, **22**, 324-332).
1923. MÜLLER (G.). — Le Formiche della Venezia Giulia e della Dalmazia (*Bull. Soc. Adriat. Sc. Nat.*, Trieste, **28**, 11-190).
1907. SANTSCHI (F.). — Fourmis de Tunisie capturées en 1906 (*Rev. suisse Zool.*, **15**, 305-334). — 1929. Fourmis du Maroc, d'Algérie et de Tunisie (*Ann. Bull. Soc. Ent. Belg.*, **69**, 138-165). — 1933. Voyage de MM. L. Chopard et A. Méquignon aux Açores. V. Fourmis (*Ann. Soc. Ent. Fr.*, **102**, 21-22). — 1936. Liste et description de Fourmis du Maroc (*Bull. Soc. Sc. Nat. Maroc*, **16**, 198-210).
1939. SMITH (M. R.). — A new species of North American *Ponera*, with an ergatan-drous form (*Proc. Ent. Soc. Wash.*, **41**, 76-78). — 1944. Ants of the genus *Cardiocondyla* in the United States (*Ibid.*, **46**, 30-41).
1916. STITZ (H.). — Ameisen aus dem westlichen Mittelmeergebiet und von den Kanarischen Inseln (*Mitt. Zool. Mus.*, Berlin, **8**, 335-353).
1921. STUMPER (R.). — Études sur les Fourmis. III. Recherches sur l'éthologie de *Formicoxenus nitidulus* Nyl. (*Bull. Soc. Ent. Belg.*, série 7, **3**, 90-97).
1952. STUMPER (R.), KUTTER (H.). — Sur un nouveau type de myrmécobiose réalisé par *Plagiolepis xene* Stärcke (C. R. Ac. Sc., Paris, **234**, 1482-1485).
1895. WASMANN (E.). — Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung (*Biol. Centralbl.*, **15**, 606-646).
1904. WHEELER (W. M.). — Three new genera of inquiline ants from Utah and Colorado (*Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **20**, 1-17). — 1908. Ants from the Azores (*Ibid.*, **24**, 169-170). — 1910. Ants, their structure, development and behavior (*Columbia Univ. Press*, New York, XXV + 663 pages). — 1937. Mosaics and others anomalies among ants (*Harvard Univ. Press.*, Cambridge, Mass., 95 pages).

TERMITE MOUND BUILDING

by

W. V. HARRIS

London S. W. 7 (England).

Termite mounds present a convenient record of the behaviour of their builders which can be studied at leisure. More usually, insect behaviour has results of a transitory nature, difficult to record and subject in their interpretation to the personal idiosyncrasies of the observer. A behaviour pattern which is specific to a particular termite may, however, result in mounds which appear superficially different under different environments, while two different species may produce mounds which appear to be similar in the same environment. It follows that the use of termite mounds as indications of species behaviour must be considered with care if there are wide differences in environmental factors in the areas being dealt with.

The following remarks arise mainly from observations made in Eastern Africa on the large mounds constructed by three species of the genus *Macrotermes*. Of these, *Macrotermes bellicosus* (Smeath) is the most widely distributed, occurring from Eritrea (and Aden) in the north to the borders of the Union of South Africa in the south, from sea-level to 1 800 metres, under most conditions other than tropical rain forest and desert sand. *Macrotermes natalensis* (Hav.) and *Macrotermes goliath* (Sjost.) have more restricted distributions within the range of *bellicosus*.

It is suggested that a termite mound represents an equilibrium of three forces—behaviour, material and climate:

1. BEHAVIOUR—the architectural potential of a particular species of termite; there must be an urge to construct a mound in the sense that it will contain part of the nest system, and not be just a fortuitous heap of earth derived from dumps of excavated soil, or the eroded funnels constructed by some species of subterranean termites at swarming time.

2. MATERIAL—the soil that is available in any particular locality has an effect on the shape of the mound. Termites of the genus *Macrotermes*, and other members of the subfamily *Macrotermitinæ*, use only the subsoil in their building operations. The physical properties of the soil are especially important in their relation to the third force, climate.

3. CLIMATE—extremes of temperature affect the resultant mound usually, if very cold, by reducing building to a low dome-like structure with the greater part of the nest below ground level, or if seasonally very hot by making the colony go down below for this period and thus keeping the nest system part above and part below ground and preventing maximum development. Rainfall has considerable effect on the external

architecture of mounds, chiefly as an agent of erosion. This is perhaps seen at its best in the nest forms of rain-forest termites, especially those of the genus *Cubitermes* and its allies.

A termite species which is restricted in distribution to a particular ecological niche, or to zones of limited variation in soil and climate, will build uniform mounds. On the other hand a species which has a wider range of tolerance of soil and climatic conditions will produce mounds which are of greater variety in external appearance. An example of extreme variation in nest form is afforded by *Nasutitermes ephratae* in Trinidad where, in general, it builds carton nests high up in the branches of trees, but in the treeless savannahs it builds small earth mounds on the ground.

Turning now to the particular consideration of the mounds of *Macrotermes bellicosus* as found in Eastern Africa we find:

1. BEHAVIOUR—There is evidence of a basic architectural plan which at its simplest consists of a conical mound with a single wide vertical shaft

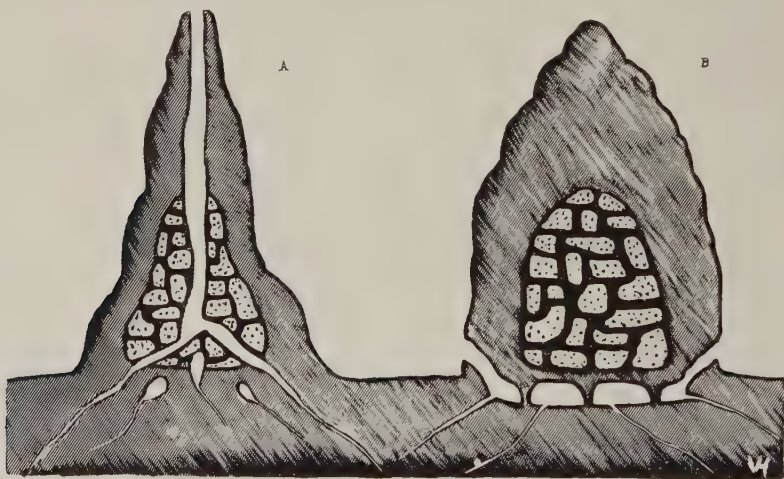


Fig. 1. — *Macrotermes* mounds in cross-section, diagrammatic; A, *bellicosus* mound of simple « steeple » type; B, *natalensis* mound, Uganda.

down the centre, which splits up near ground level into a number of branches which narrow rapidly and lead down into the subsoil. The

LÉGENDES DES FIGURES 2 ET 3.

Fig. 2. — *Macrotermes* mounds excavated to show structure below « hive » or nest; A, *bellicosus* mound with irregular cavities; B, *natalensis* mound with continuous cellar-like cavity and supporting pillars.

Fig. 3. — Mounds of *Macrotermes bellicosus* in Tanganyika; A, « steeple » mound from clay soil; B, many-turret mound from sandy soil.



Fig. 2 et 3.

compact nest system, or "hive", consisting of a queen-cell and a large number of inter-communicating chambers, mostly filled with fungus comb, is arranged around the lower part of the vertical shaft and its junction with the larger branches (figure 1 A). When a mound is cut open, these branches give the appearance of irregular chambers below the hive (figure 2 A). When conditions do not favour the development of a tall steeple mound, then several vertical shafts are constructed through a mound which may vary from sub-conical to a dome in form. *Macrotermes natalensis* has a more limited distribution, and in Uganda provides a distinct contrast to the *bellicosus* basic architectural plan. The mounds are more or less conical in external appearance, but on opening them up it is found that there is no central shaft. Instead there is a cellar-like space beneath the hive, the ceiling being supported on a series of inverted conical pillars, and communication with the exterior is by a series of near-horizontal tunnels, usually from five to seven in number, opening just above ground level (figures 1 B and 2 B).

2. MATERIAL—*Bellicosus* workers collect from the subsoil particles of clay which they carry in the crop, and which become moistened there with saliva during the journey back to the mound. At the same time they carry back with them a piece of sand, held firmly in the mandibles. On reaching the building site the sand grain is placed in position and the clay used as mortar around it. HESSE (1955) reports that, in East Africa, *Macrotermes* mounds have an overall sand to clay ratio corresponding to that of the surrounding subsoil. Tall, thin mounds have a sand to clay ratio of 1:1 to 3:1, while the larger dome-shaped mounds range from 2:1 to 18 to 1. He found no evidence that these termites deliberately collect and concentrate clay, except in small amount for the queen cell, but use them in the proportion in which they exist in the subsoil. Under similar climatic conditions, therefore, areas where the subsoil has a high clay content will have *bellicosus* mounds more tall and steeple-like than areas where the subsoil is sandy. This is illustrated in photographs of mounds from Tanganyika, the tall mound (figure 3 A) on an alluvial plain south of Morogoro, while the mound with many turrets is in Dodoma, 150 miles to the west in laterite (figure 3 B). Major geological changes affecting the subsoil may be indicated by sudden changes in mound shape. Changes due to climatic variations are gradual.

3. CLIMATE—Towards the upper limits of its range in the East African Highlands, about 1800 metres above sea level, *bellicosus* makes mounds that are low rounded domes with an internal structure close to that described by COATON (1947, fig. 1) for *Macrotermes natalensis* in South Africa. This is considered to be the effect of low temperatures, since in Kenya and Ruanda where such mounds have been observed a gradual increase in size was noted as one descended to lower elevations. Otherwise the main effect of climate is produced by rainfall. Falling rain erodes

away the turrets and pinnacles, which are constructed mainly during the rains, tending to produce a dome-shaped mound. Intensity of precipitation is suggested as being of greater influence than annual rainfall. However there must be clay enough in the soil to produce a tall mound, whatever the rainfall may be, and quite arid areas, such as one finds in the centre of the Aden Protectorate, will have domed mounds although their rainfall is even less than in Somalia where pinnacles rise up to 10 metres. Modifications in mounds due to climatic changes are gradual, while those due to changes in the soil may be more abrupt. The dry country from Kenya north to Eritrea is the area *par excellence* for tall mounds. Domed mounds of greater total volume are met with in wetter areas, where each new turret is washed down soon after it is constructed to swell the body of the mound. Maximum size in *bellicosus* mounds appears to coincide with the occurrence of *Macrotermes goliath*, especially in parts of northern Tanganyika. It is of interest to note that where *Macrotermes natalensis* occurs together with *Macrotermes goliath* in southern Uganda, there appears to be no increase in the size of the *natalensis* mounds.

CONCLUSIONS

When a mound building termite, such as *Macrotermes bellicosus* occurs over a wide range of soil types and climatic conditions, many styles of superficial architecture result. These are modifications of a pattern of building acted upon by local conditions and do not necessarily indicate any fundamental change in behaviour.

LITERATURE CITED.

1947. COATON (W. H.). — The Pienaaers River Complex of Wood-eating Termites (*J. ent. Soc. S. Africa*, **9**, 130-177).
 1955. HESSE (P. R.). — Chemical and Physical Study of the Soils of Termite Mounds (*J. Ecol.* **43**, 449-461).

Résumé.

La construction de buttes chez les termites d'après un certain plan évident apporte un témoignage intéressant sur leur comportement lors de ce travail que l'on peut en outre observer en toute tranquillité. Des erreurs d'interprétation peuvent se produire, si on ne tient pas compte de tous les facteurs qui contrôlent la construction des buttes et si on se sert de divergences évidentes dans les résultats pour en déduire des divergences de valeur taxonomique dans le comportement fondamental.

Une butte de termites réclame l'équilibre de trois forces :

- 1° Le comportement — potentiel architectonique d'une certaine espèce de termites.
- 2° Le matériel de construction — particularités du sol dans chaque lieu intéressé.
- 3° Le climat — en particulier intensité des précipitations et, dans une certaine mesure, la température.

Les espèces de termites qui se limitent à un lieu écologique déterminé ou à certaines zones de constitution du sol et de climat identiques construiront également des buttes identiques. Les espèces dont l'organisation sociale montre une tolérance plus grande vis-à-vis du climat ou de la constitution du sol se signaleront, dans les domaines de leur développement, par la variété de leurs formes architectoniques de construction ; cependant, à travers la variété des circonstances, elles tendront à établir un certain équilibre.

Des exemples sont fournis par les buttes construites en Afrique orientale par les *Macrotermes bellicosus*. Cette espèce de termites se rencontre sur le continent africain entre le 18^e degré de latitude nord et le 26^e degré de latitude sud, jusqu'à une altitude inférieure à 1 800 mètres au-dessus du niveau de la mer et dans les régions où règnent soit les forêts tropicales, soit les déserts de sable. Nous nous proposons de traiter les points suivants :

1° *Comportement*. — Le plan de construction fondamental du *Macrotermes bellicosus* est basé sur un seul axe vertical, perpendiculaire à un plan de coupe circulaire ; à la base se groupent les chambres qui contiennent les rayons de champignons et la cellule de la reine. En opposition, on peut mentionner le plan de construction du *Macrotermes natalensis*, espèce proche parente ; là, les chambres se trouvent groupées coniquement au-dessus d'une espèce de cavité ; celle-ci s'ouvre en général à l'extérieur, par 5 à 7 puits presque horizontaux.

2° *Matériel de construction*. — Les travailleurs de l'espèce *Macrotermes* construisent avec des grains de sable du sous-sol sélectionné qu'ils agglutinent à l'aide d'un mélange épais fait de parcelles de terre et de salive. Cette faculté de produire cette sorte d'argile qui se solidifie permet aux termites de construire une haute colonne pointue qui ressemble à un clocher et que l'on trouve dans le mode de construction des *Macrotermes bellicosus*. Lorsque l'argile adéquate fait défaut, on rencontre ces éminences en forme de dômes, cela peut même conduire à leur suppression totale.

3. *Climat*. — On trouve les *Macrotermes bellicosus* dans les régions où les précipitations annuelles sont de 170 mm à 1 700 mm. Des précipitations modérées favorisent la construction de buttes élevées ; de fortes précipitations, en revanche, rendent impossibles toutes tentatives de hautes buttes en forme de clocher, et on trouve, au contraire, ces petites éminences arrondies semblables à des dômes. Les robustes produits argileux résistent mieux que le sable aux intempéries et les longues périodes de sécheresse rendent possible un durcissement parfait des constructions. Des températures saisonnières basses freinent la construction des buttes, de sorte que les termites se trouvent forcés de séjourner sous la surface du sol ; en revanche, des températures saisonnières élevées amènent la migration de la colonie dans les fondations de la butte pour la durée de la saison.

Quand une espèce de termites, constructrice de buttes, tels les *Macrotermes bellicosus*, apparaît sur de vastes territoires où la constitution du sol et les conditions climatiques sont différentes, il s'en suit de nombreuses variétés de l'architecture des buttes. Mais celles-ci ne sont que des variations du même modèle spécifique, des adaptations locales, qui ne doivent pas nécessairement entraîner des changements importants dans le comportement.

Zusammenfassung.

Beim Bau von Hügelnestern kann man sehr günstig das entsprechende artspezifische Verhalten der Tiere in Ruhe beobachten. Irrtümer in der Interpretation können dann erfolgen, wenn nicht alle den Nestbau bedingenden Faktoren berücksichtigt werden und wenn unterschiedliche Ergebnisse dazu benutzt werden, um Verhaltensunterschiede als Merkmale von taxonomischem Wert zu benutzen. Ein Termitenhügel stellt ein Äquilibrium von drei Kräften dar.

1. Verhalten — architektonisches Potential der betreffenden Termitenart.
2. Baumaterial — Erdbeschaffenheit der jeweiligen Örtlichkeit.
3. Klima — insbesondere die Niederschlagsmenge, jedoch bis zu einem gewissen Grad auch die Temperatur.

Eine Termitenart, die sich auf einen speziellen Biotop oder auf Zonen mit gleichartiger Erdbeschaffenheit und gleichartigem Klima beschränkt, wird auch gleichartige Hügel bauen. Eine Art, deren soziale Organisation größere Toleranz bezüglich des Klimas und der Bodenbeschaffenheit erlaubt, wird verschiedene Bautypen innerhalb ihres Verbreitungsgebietes hervorbringen, wobei sich ein durch eine Reihe verschiedener Umstände bedingtes Gleichgewicht einstellen wird.

Abbildungen der von *Macrotermes bellicosus* in Ostafrika gebauten Hügel werden gezeigt. Diese Termitenart findet sich auf dem afrikanischen Kontinent zwischen 18° nördl. Br. und 26° südl. Br., bis zu einer Höhe von 1 800 m ü. d. M. überall dort, wo entweder tropische Regenwälder oder Sandwüsten sind. Die folgenden Punkte werden behandelt :

1. *Das Verhalten.* — Der Grundplan von *Macrotermes bellicosus* basiert auf einem einzelnen vertikalen, im Querschnitt kreisförmigen Schaft, um dessen unteren Teil die Kammern gruppiert sind, welche die Pilzkuchen und die königliche Zelle enthalten. Dies steht im Gegensatz zum Bauplan der nahe verwandten *Macrotermes natalensis*, wo siehe die Kammern in kegelförmiger Anordnung über einem kellerartigen Raum befinden. Dieser « Keller » hat gewöhnlich 5-7 fast horizontale Schächte als Öffnungen nach außen.

2. *Baumaterial.* — Arbeiter der Gattung *Macrotermes* bauen mit ausgesuchten Sandkörnern aus dem Untergrund, die mit einer dickflüssigen Mischung von Erdteilchen und Speichel einzementiert werden. Die Verwendung eines hart werdenden « Lehms » macht es den Termiten möglich, eine hohe, kirchturmartige Spitzsäule zu bauen, wie es im Falle von *Macrotermes bellicosus* zutrifft. Mangel an passendem Lehm führt zum Bau von kuppelartigen Hügeln, oder gar zu deren völligem Fehlen.

3. *Das Klima.* — *Macrotermes bellicosus* findet sich in einem Bereich von 170 mm bis 1,7 mm jährlicher Niederschlagsmenge. Mäßige Niederschlagsmengen begünstigen den Bau von hohen Hügeln, hohe Niederschlagsziffern dagegen verhindern die Konstruktion kirchturmartiger, hoher Hügelbauten und als Resultat ergeben sich abgerundete, kuppelartige Hügel. Fester Lehm ist widerstandsfähiger gegen Verwitterung als Sand, wobei lange Trockenzeiten die vollständige Erhärten der Bauten ermöglichen. Jahreszeitlich bedingte niedere Temperaturen hemmen den Hügelbau bisweilen dadurch, daß die Termiten unter der Erdoberfläche gehalten werden, während jahreszeitlich bedingte überhöhte Temperaturen augenscheinlich den Umzug der Kolonie in den Hügeluntergrund für die Dauer der Hitzeperiode hervorrufen. Wenn eine hügelbauende Termitenart wie *Macrotermes bellicosus* über einen weiten Bereich von verschiedenartiger Bodentypen und verschiedener klimatischer Verhältnisse in Erscheinung tritt, resultieren verschiedenartige Hügelbautypen. Diese sind Modifikationen eines spezifischen Musters, örtliche Anpassungen, die durchaus nicht grundlegende Änderungen im Verhalten anzeigen müssen.

DISCUSSION

Dr NOIROT. — Dans les nids de *Bellicositermes natalensis*, y a-t-il réellement communication entre l'intérieur du nid et les grands orifices que vous observez à sa base ? Dans les termitières de Côte d'Ivoire, du Niger, du Tchad, de l'Oubangui-Chari que j'ai examinées avec le professeur GRASSÉ,

nous n'avons *jamais* vu de communication directe entre l'habitacle du nid et l'air environnant.

Professor P. P. GRASSÉ stated that in all his wide experience of *Bellicositermes* (*Macrotermes*) mounds in West Africa he had never found any evidence of direct communication between the nest system proper (endoécie) and the cellar-like chamber below (exoécie), and inquired if in the opinion of the speaker such existed in East Africa.

Mr. HARRIS in reply said that he considered such direct communication did exist in the mounds of East African *Macrotermes*, though no doubt the passages could be closed by the termites when so desired.

OBSERVATIONS ON THE INNER STRUCTURE OF *MACROTERMES GILVUS* MOUNDS IN JAVA (1)

by

L. G. E. KALSHOVEN

Blaricum (Netherlands).

The extremely interesting details on the nest structure of African *Macrotermitinæ* brought to light through the investigations of GRASSÉ, and GRASSÉ & NOIROT, have induced the author to start working out several still unpublished notes on the habits of *Macrotermes gilvus*. The observations were made and the photographs taken some twenty years ago during duty tours for entomological work in the teak forests of Central Java where *Macrotermes gilvus* mounds are rather common.

The first few slides deal with the structure of the mounds as revealed when they are opened in the ordinary way, viz. by cutting into the hard, thick crust. The vertical sections show the massive clay wall entirely without shafts or galleries, the layer of coral-shaped combs, and the cellular central portion surrounding and supporting the parent cell (Pl. 40, fig. 1).—By applying a different technique for opening the mounds, viz. by cautiously removing the entire wall, the detached core (= nest proper or habitaculum) can be brought to light. This is shown by three photographs of 'dismantled' mounds. In one of them, in particular, a very fine picture was obtained of the closed body of the habitaculum with its rounded contours and an annex (fig. 2).—At one time a mound was opened built around a still living stump of a teak tree. In this case the central portion of the nest proper, found in the hollow of the stump, was enveloped by an almost uninterrupted clay shell and surrounded by a wide free space (fig. 3), a feature not met before or afterwards.—Another deviation from the usual structure is demonstrated by a photo of a vertical section through a large old flattened hill, in which the habitaculum appeared to be spread out over the main cavity under the top and a series of smaller chambers beneath the sloping walls, while the core of the hill consisted of a large, massive clay cone merging into the subsoil (fig. 4). The origin of these rarely found solid cores can so far only be surmised.—Finally

(1) An elaboration of these preliminary notes will be presented for publication to the Editor of *Insectes Sociaux*! Bulletin of the U. I. E. I. S.

two slides are produced showing piles of sawdust-like matter ("amas de sciure") on the floor of the lowest cavities, which, besides, contain the remnants of nearly used-up combs.

The tentative conclusions drawn from these observations, in the light of more recent observations on the nest structure of African *Macrotermite* as published by GRASSÉ and NOIROT, may be summarised as follows:

1—The inner structure of *Macrotermes gilvus* nests show the same amount of variation as we find in the outward shape of the hills (and, for that matter, in the shape of the combs).

2—There is a certain free space between the upper portion of the nest proper (*habitaculum*) and the enveloping wall. This space is very narrow as a rule but may be wider in exceptional cases. It may be considered homologous to the "space périhabitaculaire" or "paraécie" of the nests of some African *Macrotermite*. It is not found in the bottom part of the *gilvus* nest.

3—A more or less great part of the *habitaculum* or "endoécie" is enclosed in a thin fragile clay shell, interrupted by a number of large holes where the combs come to the surface. This shell is found especially around the part containing the alveolate centre ("la zone feuilletée") which surrounds the parent cell. It is more developed in young nests than in old ones, and is not found around any isolated piles of combs or annex parts in the periphery of the nest. This clay shell may be looked upon, if the author's interpretation is correct, as an incomplete formation of an "idiothèque" as distinguished by the French termitologists in the build-up of the nests of some African *Macrotermite*.

4—The whole architecture of the *Macrotermes gilvus* nests is rather different from that of *Macrotermes natalensis*. The *gilvus* nest appears to be less concentrated and shows a tendency to develop annex parts.

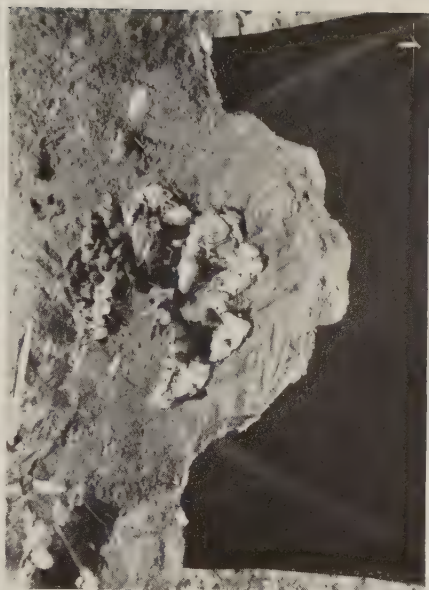
Résumé.

Une récapitulation des descriptions antérieures sur la structure interne des constructions des *Macrotermes* spp. d'Asie (HAVILAND, 1898; UICHANCO, 1919; JOHN, 1926; BATHELIER, 1927; KEMNER, 1934; PANGGA, 1936; KALSHOVEN, 1936; 1950) montre le caractère très incomplet et insuffisant de nos connaissances dans la mesure où elles traitent de ce sujet.

Déjà plus de détails ont été publiés sur la construction des nids des *Macrotermes* spp. en Afrique, en particulier dans les intéressantes études de GRASSÉ et NOIROT (1944, 1945, 1951).

DESCRIPTION OF FIGURES IN PLATE

1. Vertical section through the centre of fairly recently enlarged mound, 0.5m. high, nest partially subterranean, the parent cell near the top of the alveolate part (see small white arrow).
2. Bared *habitaculum* of 'young "dismantled" mound, originally 0.60 m. high. Note that the interspaces between the combs are closed by smooth clay partitions; two runways radiating from the nest; on the right an annex.
3. Unusual structure of central part of *habitaculum* of a nest built in and around a hollow teak stump. Note the nearly uninterrupted clay shell and the ample space around it.
4. Section through centre of a large old flattened hill. The *habitaculum* rests upon a solid mass merging into the subsoil. The horizontal ribbon indicates soil level; the vertical measuring rod is 1 m. in length.



Le rapporteur, qui avait à sa disposition quelques observations et photographies inédites sur le comportement de *Macrotermes gilvus*, glanées plus ou moins par hasard au cours de tournées de service dans les bois de teck de C. Java de 1931-1936, se vit conduit à mettre au point ces observations. Il aimerait faire connaître aux membres du congrès certains résultats acquis.

Une fois, le rapporteur réussit, avec l'aide de quelques collaborateurs, à détacher l'écorce épaisse de trois monticules de *gilvus*, morceau par morceau et il mit ainsi à jour le cœur du nid (habitable), absolument intact.

Cette mise à jour montre clairement qu'il n'existe aucune dépendance entre la construction interne et l'écorce et qu'il doit, au contraire, se trouver entre les deux un mince intervalle, comparable à la « paraécie » décrite par GRASSÉ et NOIROT dans les constructions des *Macrotermes ivorensis*. La surface de la structure libérée dans les constructions des *gilvus* était presque entièrement constituée par les parties supérieures des « combs » ; les intervalles étaient fermés par des séparations de terre molle. Les dernières semblent correspondre à une « idiothèque » (d'après GRASSÉ et NOIROT) partiellement développée.

Le centre de la partie interne du nid des *Macrotermes* montre une structure cellulaire ; ces cellules entourent et soutiennent la grosse motte de terre qui renferme la cellule royale.

Dans les cavités des parties inférieures du nid, on peut trouver des restes de plantes finement coupés, semblables à de la sciure.

La coupe verticale d'une vieille construction qui s'est aplatie montre un fond solide au-dessous d'un vaste et profond *habitaculum*. On n'a pas encore éclairci comment ce fond massif a pu se constituer.

Zusammenfassung.

Ein Überblick über frühere Beschreibungen der inneren Struktur der Bauten der asiatischen *Macrotermes* spp. (HAVILAND, 1898; UICHANCO, 1919; JOHN, 1926; BATHELIER, 1927; KEMNER, 1934; PANGGA, 1936; KALSHOVEN, 1936; 1950) zeigt den sehr lückenhaften und unvollständigen Charakter unserer Kenntnisse, soweit sie dieses Thema behandeln.

Weit mehr Einzelheiten wurden über den Nestbau von *Macrotermes* spp. in Afrika veröffentlicht, besonders in den interessanten Berichten von GRASSÉ und NOIROT (1944, 1945, 1951).

Als der Referent einige unveröffentlichte Beobachtungen und Photographien über das Verhalten von *Macrotermes gilvus* zu seiner Verfügung hatte, die mehr oder weniger zufällig auf Dienstreisen in den Teak-Wäldern C. Javas von 1931 bis 1936 gesammelt wurden, sah er sich veranlaßt, diese Beobachtungen auszuarbeiten. Einige seiner Ergebnisse wünscht er dem Kongreß vorzulegen.

Einmal glückte es dem Referenten mit Hilfe von Mitarbeitern, die dicke Wand von drei *gilvus*-Bauten Stück für Stück abzuheben, dadurch lag der Nestkern (habitable) unbeschädigt frei.

Diese Freilegung zeigt deutlich, daß keine Verbindung zwischen dem inneren Bau und der Wand besteht und daß ein schmaler freier Zwischenraum zwischen beiden sein muß, der mit der « paraécie », wie sie von GRASSÉ und NOIROT für Bauten von *Macrotermes ivorensis* beschrieben wurde, vergleichbar ist. Die Oberfläche der freigelegten Struktur in den *gilvus*-Bauten war zum großen Teil durch die oberen Teile der eingebetteten « combs » geformt; die Zwischenräume waren durch glatte Erdwände geschlossen. Die letzteren scheinen einer teilweise entwickelten « idiothèque » (nach GRASSÉ und NOIROT) zu entsprechen.

Das Zentrum des inneren Nestteiles von *Macrotermes*-Nestern hat zellige Struktur, die in den dicken Erdklumpen umgibt und stützt, der die königliche Zelle enthält.

In den Höhlungen des unteren Nestteiles sind sägemehlartige kurzgeschnittene Pflanzenreste zu finden.

Ein senkrechter Schnitt durch einen alten abgeflachten Bau zeigt ein fester Kern unter einem breiten flachen *Habitaculum*. Wie dieser Kern entstanden ist, ist noch nicht geklärt.

DISCUSSION

Dr NOIROT. — J'ai été très vivement intéressé par vos belles observations. Par rapport aux grands *Macrotermitinæ* africains, le nid de *Macrotermes gilvus* est, à bien des égards, intermédiaire entre celui des *Bellicositermes* et des *Macrotermes* s. str. D'autre part, les meules à champignons, dont vous nous avez fait admirer des photographies sont assez différentes de celles qu'a figurées BATHELLIER; les *Macrotermes gilvus* indochinois n'appartiennent-ils pas à une variété différente de ceux de Java? Leur nid, sommairement décrit par BATHELLIER, paraît également assez différent de ceux que vous avez étudiés.

Professor GRASSÉ stresses this conclusion and remarks that the habitus of the combs of *gilvus*, as shown on the slides, is unlike that of combs in more or less related-African species.

Dr. KALSHOVEN answers that for comparing the types of combs large series taken from different nests of each species will be necessary because the combs manifest the same amount of variation in shape and size as do the exteriors of the mounds or the details of their inner structure.

DIE LUFTERNEUERUNG IM NEST DER TERMITE *MACROTERMES NATALENSIS* (HAVILAND)

von

Martin LÜSCHER

Abteilung für Zoophysiologie, Zoologisches Institut, Universität Bern (Schweiz).

Ein grosses, 3—4 m hohes Nest von *Macrotermes natalensis* enthält schätzungsweise zwei Millionen Individuen von durchschnittlich 10 mg Gewicht, also insgesamt etwa 20 kg Termiten. Wenn diese ebensoviel



Abb. 1. — Nesthügel von *Macrotermes natalensis* bei Agboville (Elfenbeinküste) mit stark ausgeprägter Rippenbildung. Oben ist eine andere Termitenart angesiedelt.

Sauerstoff verbrauchen wie *Kaloterme flavicollis* und *Zootermopsis nevadensis* (LÜSCHER, 1955), d.h. etwa $500 \text{ mm}^3/\text{gr}/\text{Std.}$, so benötigen sie 240 l Sauerstoff oder 1 200 l Luft im Tag. Das Nest enthält etwa 500 l Luft. Wenn es durch die Nestwand vollkommen von der Außenluft isoliert wäre, wie dies von GRASSÉ angenommen wurde, so würde die im Nest enthaltene Luft nicht einmal für 12 Stunden ausreichen. Es müssen



Abb. 2. — Schematische Darstellung des Nestbaues bei *M. natalensis* mit Angabe der Luftzirkulation im Vertikalschnitt (unten) und Horizontalschnitt (oben). Kompakte oder von nur ganz wenigen Galerien durchzogene Teile schwarz; Pilzgärten punktiert; Königszelle stark umrandet. Zwischen den Pilzgärten befinden sich in der Umgebung der Königszelle die Brutkammern. Links Typus Elfenbeinküste; rechts Typus Uganda.

deshalb besondere Mechanismen für die Lüfterneuerung verantwortlich sein.

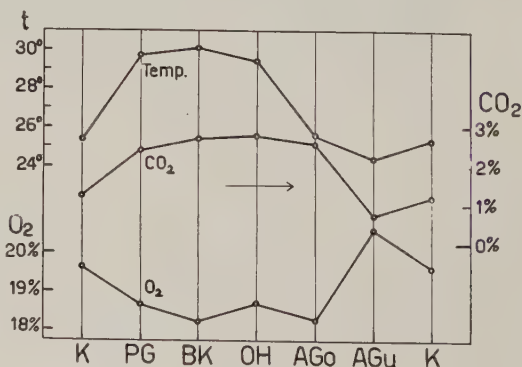
Zwei verschiedene Lüfterneuerungsmechanismen konnten bei den Nestern der Elfenbeinküste und bei denjenigen in Uganda festgestellt werden (LÜSCHER, 1955):

In den Nestern der Elfenbeinküste zirkuliert die Luft innerhalb des Nestes. Sie wird in den Pilzgärten, vermutlich durch bakterielle Gärungsprozesse, erwärmt (LÜSCHER, 1954), steigt nach oben in den oberen Hohlraum und wird durch die nachsteigende Luft durch radiäre Kanäle nach außen getrieben. Diese Radiärkanäle lösen sich in den bei diesen Nestern nach außen vorstehenden Rippen in kleine Kanälchen (Außengalerien) auf, welche innerhalb dieser Rippen (Abb. 1) nach unten laufen und in große radiäre, mit dem Keller in Verbindung stehende Kanäle münden. Aus dem Keller kann die in den Außengalerien abgekühlte Luft wieder durch die Pilzgartenzone nach oben steigen.

In den Rippen ist die innere und äußere Oberfläche vergrößert, und die Wand ist dünn und porös. Hier können die respiratorischen Gase mit der Außenluft ausgetauscht werden. Die Rippen sind gewissermaßen die „Lungen“ des Termitennestes.

In den Nestern von Uganda wird die gesamte Luft erneuert. Die in den Pilzgärten erwärmte Luft steigt nach oben in ein System von Galerien,

Abb. 3. — Temperatur (oben), Kohlendioxidgehalt (Mitte) und Sauerstoffgehalt (unten) der Luft in einem Nest der Elfenbeinküste. Der Pfeil deutet die Richtung der Luftzirkulation an. K = Kellerhohlraum; PG = Pilzgartenzone; BK = Brutkammern; OH = Oberer Hohlraum; AGo = Aussengalerien oben (Rippe) auf Niveau des oberen Hohlraums; AGu = Aussengalerie unten auf Niveau der Königszelle.



welche nur 3—5 cm unter der äußeren Oberfläche liegen. Durch die nachsteigende Luft entsteht hier ein Überdruck und die Nestluft kann durch die relativ dünne und poröse Wand entweichen. Die frische Luft kann aus dem Keller, der bei diesen Nestern durch dicke Radiärkanäle direkt mit der Außenluft kommuniziert, durch Diffusion in das Nest eindringen.

Die beiden Lüfterneuerungsmechanismen sind schematisch in Abb. 2 dargestellt. Sie sind bereits ausführlich beschrieben worden (LÜSCHER, 1955).

Neuerdings konnte die Zirkulation im Elfenbeinküstenest noch durch Luftanalysen bestätigt werden, die gemeinsam mit W. BUSER durchgeführt wurden. Die Ergebnisse sind in Abb. 3 dargestellt. Wie zu erwarten war, ist die CO_2 -Konzentration in der Pilzgartenzone, in den Brutkammern und im oberen Hohlraum sehr hoch, ebenso im oberen Teil der Außengalerien. Dagegen ist sie im unteren Teil der Außengalerien niedrig. Der O_2 -Gehalt verhält sich gerade umgekehrt. Dies ist eine Bestätigung dafür, daß die Luft in den Aussengalerien von oben nach unten zirkuliert, und daß im Verlauf dieser Abwärtsströmung ein Gasaustausch mit der Außenluft stattfindet.

Résumé.

Deux mécanismes d'aération ont été observés en Côte d'Ivoire et dans l'Uganda, chez *Macrotermes natalensis* (fig. 2).

En Côte d'Ivoire, il y a une circulation d'air dans les termitières. Montant de la « cave », l'air est réchauffé dans la zone des meules qui semblent être le siège d'une fermentation bactérienne (LÜSCHER, 1951). Il gagne ensuite la cavité supérieure d'où, par de petits canaux groupés en « cheminées » latérales, il redescend, refroidi dans la « cave ».

Dans ces cheminées, dont la surface intérieure et extérieure est grande, l'oxygène et le gaz carbonique peuvent être échangés avec l'atmosphère, par diffusion au travers des parois, qui sont sèches, minces et poreuses.

Dans les termitières de l'Uganda, l'air, réchauffé dans les meules à champignons, monte par un système de canaux dans des cavités situées dans les parties les plus élevées de la termitière, d'où, par pression, il diffuse à travers la paroi sèche et mince. De la cave, qui, dans ces termitières, est en contact direct avec l'atmosphère, l'air frais entre dans le nid par diffusion.

Summary.

Two aeration mechanisms are described for nests of *Macrotermes natalensis* located in the Ivory Coast and in Uganda (fig. 2).

In the Ivory Coast mounds the air circulates in the nest. It is heated in the fungus combs in the center of the nest (LÜSCHER, 1951). The warm air rises into a large cavity above the nest proper and is driven through 6-12 outward running channels through the wall into ribs which run downward on the outside of the wall. In these ribs the air is pressed downward in a number of small channels which run together at the level of the soil to form big channels connected with a large cavity (cellar) beneath the nest proper. From there the air which has been cooled in the ribs can rise into the nest again (fig. 6). In the ribs where the interior and the exterior surfaces are enlarged

and where the wall is thin, dry and porous, oxygen and carbon dioxide can be exchanged with the atmosphere by diffusion.

In Uganda mounds the air is also heated in the fungus combs and the warm air rises through a system of channels into cavities situated just beneath the surface in the highest parts of the mound. There it is forced by pressure to diffuse outward through the relatively thin and porous wall. The fresh air is sucked into the nest proper from the cellar, which in these mounds communicates with the surrounding atmosphere by a number of open channels.

LITERATUR.

1949. GRASSÉ (P. P.). — Ordre des Isoptères ou Termites (*Traité de Zoologie*, **9**, 408).
1951. LÜSCHER (M.). — Significance of « fungus gardens » in termite nests (*Nature*, **167**, 34). — 1955. Der Sauerstoffverbrauch bei Termiten und die Ventilation des Nestes bei *Macrotermes natalensis* (Haviland) [*Acta Tropica*, **12**, 289].
-

STRUCTURES « ATYPIQUES »
DANS LES NIDIFICATIONS SOUTERRAINES
D'*APICOTERMES* *LAMANI* SJ.
(*ISOPTERA*, *TERMITIDAE*)
MISES EN ÉVIDENCE PAR LA RADIOGRAPHIE

par

Jules DESNEUX
(*Bruxelles*).

Si GRASSÉ n'avait pas apporté la preuve positive de la coordination du travail collectif des ouvriers chez les Termites supérieurs, par l'observation directe de la reconstruction de la cellule royale autour du couple reproducteur retiré du nid, la notion de cette coordination s'imposerait à l'évidence dans l'ordonnance des structures compliquées qu'élaborent les ouvriers des *Apicotermes*.

A cet égard, les constructions de l'*Apicotermes lamani* Sj. sont à mettre hors de pair.

En effet, alors que, dans toutes les autres espèces d'*Apicotermes*, le dispositif réalisant à chaque étage la perméabilité de la paroi du nid (fentes, pertuis, galerie circulaire éventuelle, etc.) ne dépasse jamais en hauteur celle de l'étage correspondant, chez le seul *Apicotermes lamani*, les éléments unitaires dudit dispositif occupent pour chaque étage une étendue dépassant considérablement la hauteur de ce dernier.

Le canalicule partant de la face interne de la paroi du nid et le gros tube (ou manchon) ouvert à l'extérieur dans lequel il s'abouche forment un conduit à deux sections dont la longueur totale est approximativement égale à la hauteur de deux étages; de telle sorte que les tubes externes viennent s'ouvrir non loin du niveau du plancher du deuxième étage, au-dessous de celui d'où est parti le canalicule.

L'examen de coupes multiples de la paroi du nid met en évidence la disposition « en quinconce » ou alterne des canalicules et des gros tubes, d'un étage à l'autre (voir les schémas, fig. 1-2).

Le principe de cette disposition est une conséquence nécessaire du développement en hauteur des éléments unitaires (canalicule + tube) du système et évite leur chevauchement, qui désorganiserait complètement le dispositif.

Car il s'agit bien ici d'une structure étonnamment organisée et équilibrée. L'élaboration d'une construction comportant des éléments aussi

complexes paraît franchement inconcevable sans coordination du travail des ouvriers.

Mais le schéma que nous avons établi à la suite de l'examen de multiples fragments de nids est-il toujours rigoureusement observé ?

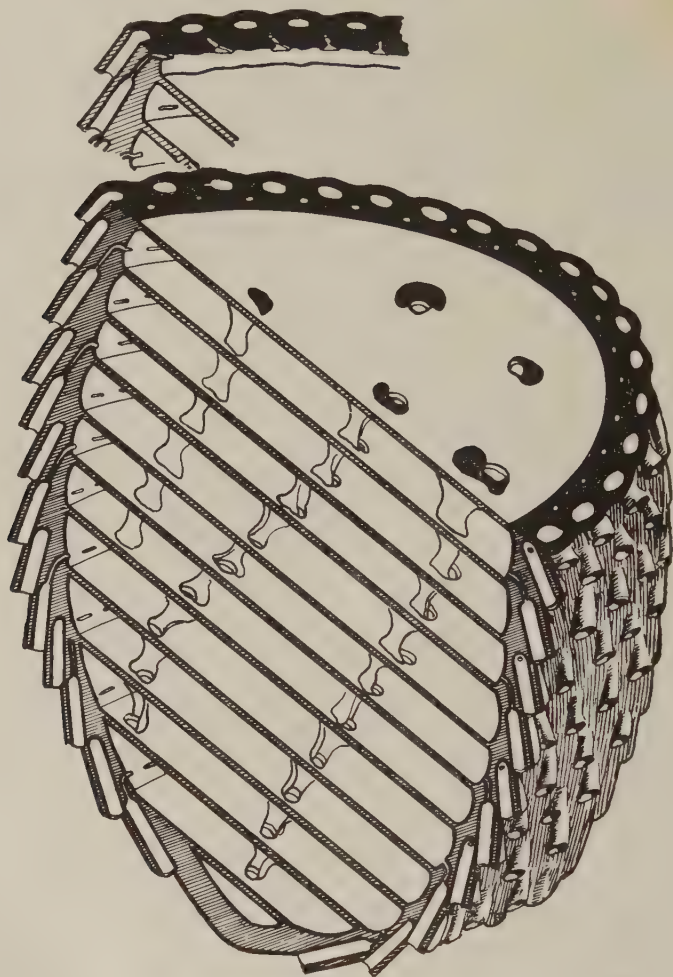


Fig. 1. — Nid d'*Apicotermes lamani* Sj. Sections schématiques verticales et horizontales.

L'abouchement des canalicules dans les gros tubes se fait-il toujours sans erreur ?

C'est ici que la radiographie nous apporte des éléments inédits dont la portée me paraît grande.

L'examen aux rayons de Röntgen de nombreux fragments de nids d'*Apicotermes lamani* Sj. confirme — comme on pouvait s'y attendre — que la disposition alterne, à un même niveau, des canalicules d'un étage et des tubes externes de l'étage supérieur est la règle.

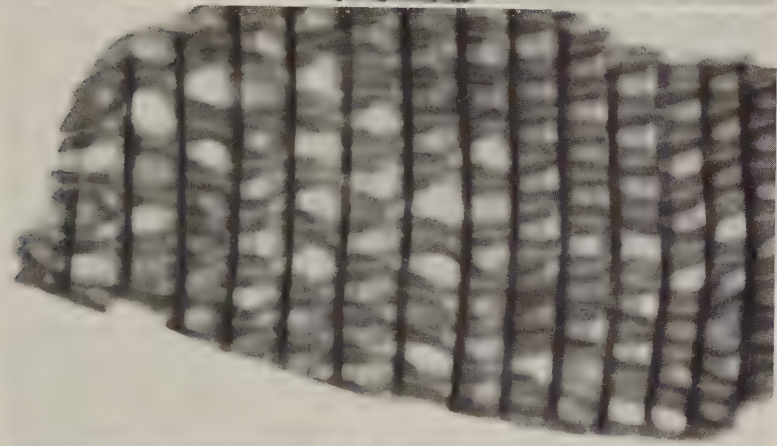
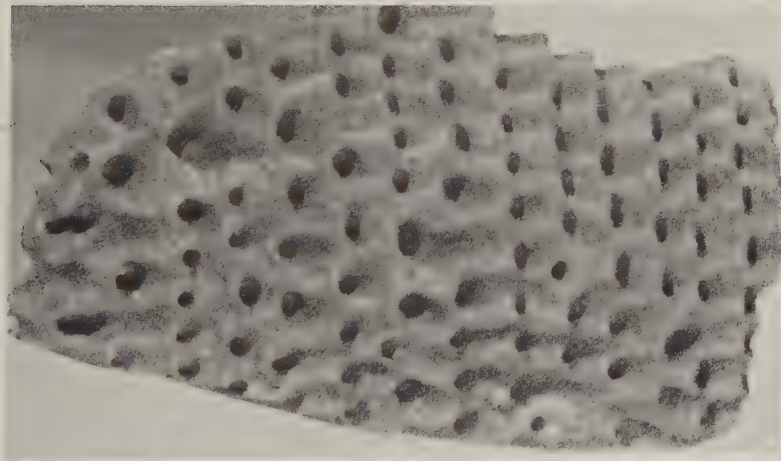


PLANCHE I.

Apicoterme lamani Sj. (nid habité provenant de Luki (bas Congo). Trois vues d'un même fragment de nid. *A gauche*, face externe ; *à droite*, face interne ; *au milieu*, radiographie.

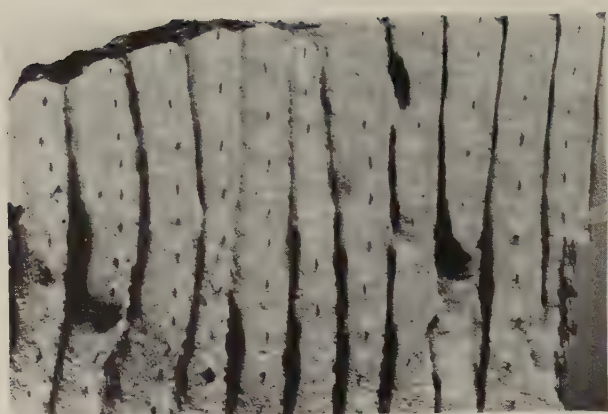


PLANCHE II.

Apicodermes lamani Sj. fragment d'un nid abandonné provenant du bas Congo. La radiographie (au milieu) révèle un nombre particulièrement élevé d'abouchements « aberrants » dans les canaux de la paroi.

Mais, ce que la radiographie nous révèle d'inattendu, c'est que, dans tous les nids examinés, aux étages les plus variés, un certain nombre de tubes externes, voisins, s'anastomosent deux à deux pour déboucher à l'extérieur dans un orifice unique.

Il en résulte que le nombre total des tubes externes est inférieur à celui des canalicules, mais la disposition alterne fondamentale ne s'en trouve pas affectée.

Les canalicules restent toujours parfaitement individualisés, mais le niveau où se produit éventuellement la confluence atypique de deux tubes externes est variable.

Comment interpréter le phénomène?

Comparons les deux faces d'un fragment de paroi du nid (Pl. 1 et 2).

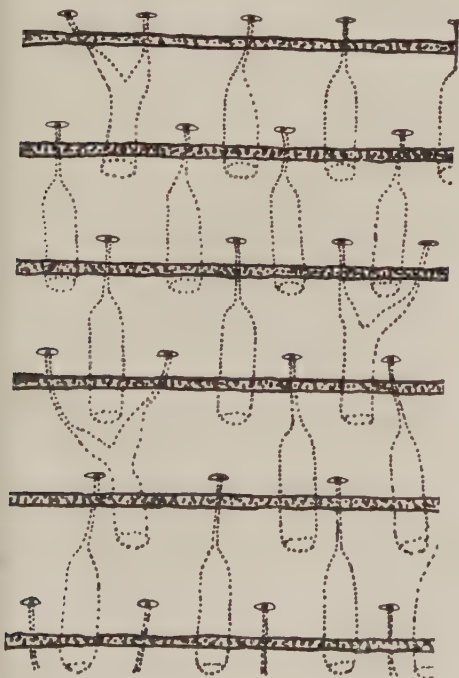


Fig. 3. — *Apicotermes lamani* Sj. Croquis schématique mettant en évidence les « structures atypiques » révélées par la radiographie dans l'épaisseur de la paroi du nid.



Fig. 2. — *Apicotermes lamani* Sj. Croquis schématique du « dispositif de perméabilisation » de la paroi du nid. On a figuré en traits interrompus le trajet des canalicules dans l'épaisseur de la paroi.

La face interne nous montre ses multiples fentes de dimension et d'espacement d'une régularité remarquable, alors que la disposition des tubes s'ouvrant à l'extérieur n'offre pas, apparemment, une ordonnance aussi parfaite.

On observe d'ailleurs à cet égard de grandes différences d'un nid à l'autre et, plus particulièrement, d'une zone à l'autre de la même habitation.

L'intervention de facteurs externes d'ordre banal (racines, par exemple), au cours de la construction, explique sans doute partiellement le fait, et ces facteurs impliquent une adaptation des ouvriers aux dépens de l'apparente rigueur de l'ordonnance : mais ici interviennent deux facteurs particuliers aux nidifications de l'*Apicotermes lamani* : c'est, d'une part, la longueur considérable — que j'ai

rappelée à l'instant — du trajet « canalicule + gros tube » qui, à elle seule, rend *a priori* fort difficile (à la vérité pratiquement impossible) le maintien d'un parallélisme rigide de ces éléments au cours de la construction ; et, d'autre part, le fait qu'à un même niveau les canalicules du dispositif d'un étage voisinent avec les gros tubes externes de l'étage supérieur.

La très remarquable régularité de la disposition des fentes internes à chaque étage permet de penser que l'élaboration du canalicule précède celle du tube externe dans lequel il va s'aboucher. Les travaux de construction se poursuivant, à n'en pas douter, en de multiples points, on conçoit sans peine qu'un décalage puisse plus ou moins aisément se produire et qu'en tel ou tel endroit l'espace théoriquement requis pour l'établissement de deux tubes externes soit insuffisant.

Cette explication n'est certainement pas toujours valable et d'autres causes doivent intervenir. Il serait d'ailleurs vain d'épiloguer à ce sujet.

Le fait à retenir, c'est que les *Apicotermes* résolvent le problème par l'abouchement de deux canalicules dans un seul tube externe, contrairement à la règle, (schéma fig. 3).

Ainsi se trouve maintenu intégralement le rôle fonctionnel éventuel de toutes les fentes internes.

Cet abouchement « aberrant » ne peut être considéré, je pense, comme un effet de pur hasard. Il apparaît comme un « remède » à une situation qui ne comporterait d'autre solution que l'aveuglement d'un canalicule, c'est-à-dire son exclusion du système, ce qui n'est, semble-t-il, jamais le cas.

Ceci nous fait toucher du doigt le degré élevé de plasticité que comporte l'activité constructrice de l'*Apicotermes lamani*.

BIBLIOGRAPHIE.

- DESNEUX (J.), Ann. Musée Congo belge (*Sc. Zool.*, vol. 17, 1952).
GRASSÉ (P. P.), *Journal de psychologie*, 1939, p. 370-396.

Summary.

The construction of nests by *Apicotermes* deserves the attention of biologists. The precise knowledge of their architectural arrangement raises numerous problems, some of which remain enigmas.

1. We attribute certain distinctions in the manner of construction in different types of nest to an evolutionary character: "perfectionnement" by the more complex development of simpler (more primitive) arrangements, differentiation, regression by loss of function, etc.

2. The existence of nests of extremely different sizes presents the problem of the growth of the constructions. Certain signs support the hypothesis of enlargement by addition and by destruction.

PLANCHE III.

Apicotermes lamani Sj. (Luki, bas Congo). *En haut*, vue latérale d'un nid complet (échelle 1,2);
en bas, vue latérale de la partie supérieure d'un autre exemplaire (échelle 9/10).



Apicotermes lamani Sj. (LUKI, Bas Congo)

3. The exact designation of the building arrangements within the development of the nests remain enigmatic, although it is highly probable that they play a part in the "climatisation" of the termite nests.

4. In all constructions of the *Apicotermes* we are compelled to consider the concept of collective coordination among the workers of the social insects. The necessity for such coordination appears especially striking in the complicated structure of the outer protecting wall of the *Apicotermes lamani* Sj. A radiographical examination of this wall reveals unexpected and highly important features in this respect.

5. The idea of a plan, which we are forced to consider when faced with these architectural achievements, seems to have no positive explanation.

Zusammenfassung.

Die Nestbauten von *Apicotermes* verdienen die Aufmerksamkeit der Biologen. Die genaue Kenntnis ihrer baulichen Voraussetzungen zeigt Probleme auf, die z. T. rätselhaft bleiben.

1. Wir ordnen bestimmten Unterschieden in der Bauweise der einzelnen Arten einen evolutionistischen Charakter zu: "perfectionnement" durch Komplizierung einfacher (primitiver) Merkmale; Differenzierung; Regression mit Funktionsverlust, etc.

2. Die Existenz von Nestern extrem verschiedener Größe weist auf das Problem des Wachstums der Bauten hin. Gewisse Hinweise stützen die Hypothese der Vergrößerung durch Addition und Destruktion.

3. Die exakte Bezeichnung der organisierten Bauanordnung in der Entwicklung der Nester bleibt rätselhaft, obgleich ihre Rolle in der Klimatisation der Termitennester sehr wahrscheinlich ist.

4. Der Begriff der *kollektiven Zusammenarbeit* der Arbeit bei den sozialen Insekten drängt sich bei allen Bauten von *Apicotermes* auf. Die Notwendigkeit zu solcher Koordination erscheint besonders "frappant" bei der komplizierten Struktur des Schirmes von *Apicotermes lamani* Sj. Die Untersuchung mittelst Roentgenstrahlen des besagten Schirmes liefert in dieser Hinsicht unvermutete und hochbedeutsame Merkmale.

5. Die Kenntnis eines Planes, die sich bei dieser Architektur unserem Geist aufdrängt, scheint einer positiven Erklärung nicht zugänglich zu sein.

RICERCHE SULLE GHIANDOLE ENDOCRINE NELLE TERMITI UN NUOVO CAMPO DI STUDIO : LA ENDOCRINOLOGIA COMPARATA DEGLI ISOTTERI

par

JUCCI Carlo

Istituto di Zoologia « L. Spallanzani », Università, Pavia.

Recentemente nel mio Istituto, l'Istituto Zoologico di Pavia fondato da L. Spallanzani nel 1769, due miei assistenti, il Dr. A. Springhetti e la Dr.ssa P. Bernardini, hanno ripreso lo studio di certe ghiandole cefaliche delle termiti delle quali io avevo iniziato la ricerca trenta anni fa nelle specie italiane : *Reticulitermes lucifugus* e *Calotermes flavicollis*.

A queste ghiandole cefaliche io avevo attribuito il significato di ghiandole a secrezione interna e avevo sottolineato la importanza del loro studio in rapporto al problema della differenziazione delle caste.

Ciò non solo per i *corpora allata* — la funzione endocrina dei quali era già generalmente ammessa — ma anche per la ghiandola fontenellare e per un nuovo tipo di ghiandole che chiamai « tentoriali » perché si trovano a livello del tentorio, lateralmente all'esofago.

In *R. lucifugus* questi organi « assai cospicui nelle ninfe, meno negli stadi larvali e nei neutri, ridotti negli alati, sono ridottissimi, apparentemente assenti, nei reali neotenici da ninfe di II forma e da alato bianco ». Li assumevo quindi a « carattere spia » per lo studio della differenziazione delle caste.

« Cosicché nuovi aspetti di correlazioni ormoniche si intravedono a smussare le angolosità dello schema secondo il quale possiamo figurarci l'influenza delle variazioni di stato fisiologico sulle modificazioni di struttura ereditaria. » « Chissà che ghiandola fontenellare, ghiandole tentoriali e corpora allata non abbiano pei Termiti una importanza paragonabile, sia pur lontanamente, a quella che per animali superiori hanno l'ipofisi, il timo, la tiroide ! »

« Sarebbe interessantissimo lo studio esatto, biometrico e istologico, delle ghiandole cefaliche attraverso le varie caste e i vari stadi di sviluppo » (Jucci, 1924).

Queste considerazioni nel 1924 potevano sembrare un pò stravaganti o per lo meno temerarie. Ma i progressi che ha fatto durante questi trenta anni la endocrinologia degli insetti ce le fanno apparire assai meno imprudenti.

La intima convinzione che lo studio delle ghiandole cefaliche delle termiti può riuscire prezioso alla più profonda comprensione e del grande

problema della differenziazione delle caste negli insetti sociali e dei meccanismi ormonali della muta, della metamorfosi, dello sviluppo genitale — cioè della endocrinologia generale degli insetti — ci ha sollecitato a riprendere nel nostro Istituto di Pavia gli studi da me iniziati nei laboratori di Battista GRASSI a Roma e di Filippo SILVESTRI a Portici.

Ci è stato di ulteriore stimolo il fatto che le « ghiandole ventrali » scoperte da Pflugfelder nel 1937 nella parte ventro-caudale delle teste di Fasmidi e delle quali illustrò in successivi lavori la struttura morfologica e istologica in molti Pterigoti inferiori sono precisamente, a nostro giudizio, le ghiandole da me descritte 14 anni prima nelle Termiti.

Per queste ghiandole avevo dimostrato l'accrescimento lungo lo sviluppo larvale sino a dimensioni massime nelle ninfe (minori nei neutri) cui segue una riduzione brusca nell'alato : proprio come Pflugfelder vide nel *Microcerotermes amboinensis* (*Termitidæ*) nel 1947, 24 anni dopo le mie osservazioni sul *lucifugus* !

Ma non è certo rivendicare priorità quel che importa : quel che importa è piuttosto andare avanti.

Springhetti e Bernardini hanno studiato le ghiandole cefaliche in *Amitermes* sp., su materiale proveniente dalla Sierra Leone.

Trovano i *corpora allata* già bene sviluppati nelle larve neonate, in piena attività negli operai ; nei soldati adulti un pò più piccole che nei soldati bianchi ; nelle ninfe appaiono più grandi che negli stadi larvali. Nelle regine neoteniche di II^a forma sono enormi ; e nella vecchia regina vera si vedono nella regione del collo corpi che forse sono i *corpora allata* divenuti ancora più giganteschi e sgusciati dal capo.

Springhetti e Bernardini trovano le ghiandole tentoriali piccole nei neonati di *Amitermes*, un pò più grosse nelle larve di II^a età, lunghe e sottili negli operai e ancora più filiformi nei soldati come se fossero organi residuali. Spesse e tozze nelle ninfe, sembrano addirittura assenti nelle regine di sostituzione e in quella vera.

Sono in corso attualmente, nel nostro Istituto, ricerche anatomiche-istologiche, su *Calotermes*, su *Mastotermes* e sul gruppo di insetti più strettamente legato dal punto di vista filogenetico ai Mastotermitidi, i *Blattoidea* : per ora su *Blatta*, *Blattella*, *Blabera*.

Ci si apre dinanzi un campo estremamente promettente, troppo vasto però per le nostre capacità di lavoro e a coltivare il quale, perciò, cordialmente invitiamo i Colleghi termitologi per una fraterna collaborazione : l'endocrinologia comparata degli Isotteri.

BIBLIOGRAFIA.

1924. JUCCI (C.). — Su la differenziazione delle caste nella società dei Termitidi. I. I neotenici. (Reali veri e neotenici. L'escrezione nei reali neotenici. La fisiologia della biologia) (*Mem. Acc. Lincei*, **320**, **14**, **9**, 267-500, 21 fig., 4 tav.).
1955. SPRINGHETTI (A.), BERNARDINI (P.). — Su alcuni organi ghiandolari del capo di *Amitermes* (*Termitidæ*, *Isoptera*) (*Symposia Genetica*, **2** [Genetica ed Entomologia], 241-268, 12 figures).

EINFLUSS DER IM POLLEN ENTHALTENEN VITAMINE AUF LEBENSDAUER, AUSBILDUNG DER PHARYNXDRÜSEN UND BRUTFÄHIGKEIT DER HONIGBIENE

von

Erika BACK

Marburg/Lahn (Deutschland).

Ich berichte über meine Untersuchungen, die ich auf Anregung von Herrn Dr. WAHL in den Jahren 1952 bis 1954 an der Versuchsanstalt für Bienenzucht in Marburg durchführte.

Zu Beginn meiner Versuche lagen verschiedene Arbeiten vor mit widersprechenden Ergebnissen über den Einfluß der Pollen-Vitamine auf Lebensdauer und physiologischen Zustand der Bienen. Während z. B. CHAUVIN und PAIN von einer Wirksamkeit der Vitamine berichten, konnte MÜSSBICHLER keinen Einfluß der Vitamine feststellen. Nach Abschluß meiner Untersuchungen im Herbst vorigen Jahres erhielt ich die Ergebnisse von Frau Dr. MAURIZIO, die besagen, daß die Vitamine Aneurin, Adermin und Pantothen säure keinen gesicherten Einfluß auf Lebensdauer und physiologischen Zustand erwachsener Bienen haben.

Für alle Versuche verwendete ich Jungbienen, die im Thermostat aus Waben von Heidvölkern geschlüpft, bei Versuchsbeginn höchstens 24 Studen alt waren und noch keinen Pollen gefressen hatten, da alle auf den Waben vorhandene Pollenzellen vorher zugegossen wurden.

Während der Versuche, in denen die Lebensdauer der Bienen festgestellt werden sollte, wurden die Tiere im Thermostat bei durchschnittlich 33° C und 47 % Luftfeuchtigkeit in 10,5 × 4 × 9 cm großen Holzkästchen gehalten. Jedes Kästchen wurde mit 25 Bienen besetzt, je 4 Kästchen bildeten eine Futterserie, sodaß in jedem Versuch 100 Bienen mit dem gleichen Futter ernährt wurden. Die zu prüfenden Eiweiß- und Vitaminnahrungsstoffe wurden in bestimmten Konzentrationen meist in Invertzuckerteig (das ist eine Mischung von Invertzuckersirup mit Puderzucker) verabreicht. In ihrer Auswirkung auf die Lebensdauer wurden hauptsächlich handgesamelter Erlenpollen, entvitaminisierter handgesamelter Erlenpollen, entvitaminisiertes Casein, entvitaminisiertes Casein mit zugesetzten Vitaminen und Zucker verglichen. Die Konzentration des Eiweißfutters betrug jeweils 5 %.

Die Extraktion der Vitamine erfolgte an handgesammeltem Erlenpollen, der lufttrocken eingewogen und über Silikagel getrocknet war, im Soxlethapparat 3 Stunden mit leichtsiedendem Petroläther, 6 Stunden mit Äthylalkohol und mit abgestandenem Leitungswasser ebenfalls

6 Stunden. Der entvitaminisierte Pollen enthielt also noch Eiweiß und wäre deshalb etwa dem entvitaminisierten Casein gleichzusetzen. Da die aufgearbeiteten Extrakte sich bei Verfütterung schädigend auf den Bienenorganismus auswirkten, können sie bei einem Vergleich der Fütterungsarten leider nicht mit herangezogen werden. Diese schädigende Wirkung der Extrakte war offenbar durch chemische Umsetzungen bedingt, ich hatte aber bisher keine Gelegenheit, diese Frage näher zu untersuchen.

Über die Art der zugesetzten Vitamine gibt die folgende Tabelle Aufschluß: Pantothensaures Natrium, Laktoflavin, Adermin, Aneurin, Nikotinsäureamid, Ascorbinsäure, Vitamin A-Alkohol, α -Tocopherolacetat, Methyl-4,4-Naphtochinon.

Die Zusammenstellung der Vitamine erfolgte nach den von HAYDAK und VIVINO im Bienenbrot und Futtersaft gefundenen Vitaminen. Aus der Fülle der durchgeführten Versuche greife ich nur 3 charakteristische Versuchsreihen heraus:

1. — 600 Bienen pro Futterart: Die mit Erlenpollen ernährten Bienen lebten am längsten, etwas kürzer die Casein-ernährten Tiere. Der Unterschied ist statistisch nicht gesichert. Die mit Casein und Vitaminzusatz gefütterten Bienen lebten genau so lang wie die mit Zucker ernährten Kontrolltiere und die nur mit Vitaminen gefütterten Tiere lebten sogar noch kürzer als die letzteren. Das mag darauf zurückzuführen sein, daß der Stoffwechsel dieser Bienen derart intensiviert wird, daß der im Körper angelegte Eiweißvorrat aus der Larvenzeit schneller verbraucht wird. Es bleibt noch zu untersuchen, ob die verhältnismäßig kurze Lebensdauer der mit Casein und Vitaminen gefütterten Bienen darauf zurückzuführen ist, daß die Vitamingaben gegenüber dem Eiweißgehalt der Nahrung zu hoch waren.

2. — Nach dem Ergebnis der folgenden Versuche mit 500 Bienen pro Futterart scheinen die Vitamine auf die Lebensdauer der Bienen einen Einfluß zu besitzen, denn der Unterschied zwischen den beiden Fütterungsarten Pollen: extrahiertem Pollen ist statistisch gesichert. Die Reihen mit Extraktbeimischungen können aus den vorher besprochenen Gründen nicht mitgewertet werden. Der hier verfütterte extrahierte Pollen war ca. 4 Wochen alt.

3. — Weitere mit frisch extrahiertem Pollen durchgeführte Versuche ergaben nur einen geringen Unterschied zu vollwertigem Pollen, der aber nicht statistisch gesichert war. Auch dieses Ergebnis war der Mittelwert von 500 Versuchsbienen und entsprach etwa dem entvitaminisierten Casein des zuerst besprochenen Versuches. Deshalb kann man unter Vorbehalt weiterer Versuche sagen, daß die Vitamine auf die Lebensdauer der Bienen keinen wesentlichen Einfluß haben, wie auch die Befunde von MAURIZIO bestätigen¹.

(1) *Anm. b. d. Korr.*: Im Sommer 1955 habe ich weitere Versuche durchgeführt. Sie ergaben keinen Einfluß der Vitamine auf die Lebensdauer gekäfigter Bienen.

Nach dieser Feststellung blieb die Frage offen, ob erwachsene Bienen überhaupt einen Vitaminbedarf haben. Da im Futtersaft Vitamine sehr stark angereichert sind, lag es nahe, die Drüsen, die diesen Futtersaft erzeugen, zu untersuchen und durch Experimente festzustellen, wie sie auf vitaminloses Futter und auf Vitamingaben reagieren.

Auch bei diesen Versuchen wurden die frisch geschlüpften Bienen zu je 30 bis 35 ohne Königin in den Lebensdauerkästchen gehalten. Die Verabreichung des Futters erfolgte wie in den Lebensdauerversuchen, die Konzentration des Eiweißfutters betrug jedoch 10 %.

Die Bestimmung der durch die verschiedenen Futterarten erzielten Drüsengrößen erfolgte durch mikrometrische Messung an fixierten Drüsen und zwar wurden an einer Drüse je 50 Lobi in der größten Länge und in der größten Breite gemessen. Um einen unmittelbaren Vergleich mit frischen Drüsen zu haben, wurden je 5 Drüsen pro Fütterungsreihe und Untersuchungstag mikrofotografiert.

Die Ergebnisse aller Drüsenmessungen wurden in einer Tabelle zusammengestellt. Jedem dort angegebenen Wert liegen die Messungen von mindestens 10, meistens jedoch 40 Drüsen zugrunde. In ihrer Auswirkung auf die Ausbildung der Drüsen wurden folgende Futtermittel untersucht:

Erlenpollen als natürliche Nahrung, die Eiweiß und Vitamine enthält; entvitaminisierter, jedoch noch eiweißhaltiger Erlenpollen; extrahierter, d. h. entvitaminisierter Erlenpollen mit zugesetzten Extrakten, der theoretisch dem unbehandelten Pollen wieder hätte gleichkommen müssen. Aber auch hier wirkten sich die Extrakte wiederum wie bei den Lebensdauerversuchen schädigend aus, sodaß die beiden Versuchsreihen mit Extraktbeifütterung bei einem Vergleich nicht mit herangezogen werden dürfen. Außerdem wurden entvitaminisiertes Casein alleine und mit den verschiedensten Vitaminzusätzen verfüttert, und zwar zunächst eine Mischung aller in der vorstehenden Tabelle angeführten Vitamine, später noch Vitamingruppen bzw. Einzelvitamine: B-Vitamine: Laktoflavin, Adermin, Aneurin und Nikotinsäureamid ohne Pantothensäure, die zwar auch zu den B-Vitaminen gerechnet wird, aber einzeln geprüft wurde, da der Futtersaft Pantothensäure am meisten angereichert enthält. Eine weitere Gruppe von Bienen wurde mit entvitaminisiertem Casein und fettlöslichen Vitaminen, das sind die Vitamine A und E (Tocopherolacetat) gefüttert. Die Bienen der nächsten Versuchsreihe erhielten Zucker und alle Vitamine ohne Eiweißzugabe. Zur Kontrolle hielt ich Bienen bei Zuckerfütterung, ohne jegliche Eiweiß- oder Vitaminnahrung.

Die Drüsenmessungen erfolgten am 5., 7., 10., 15., 20. und 25. Lebenstag der Bienen. Die Meßwerte zeigen mit aller Deutlichkeit, daß Pantothensäure unter allen Vitaminen den größten Einfluß auf die Ausbildung der Futtersaftdrüsen hat. «B-Vitamine» in Verbindung mit Casein ergaben mit Ausnahme des 7. Lebenstages eine statistisch gesicherte Vergrößerung gegenüber Drüsen von Bienen, die nur mit Casein gefüttert wurden, sie wirkten jedoch deutlich schwächer als Pantothensäure und Erlenpollen. Alle anderen Vitaminzugaben zu Casein waren in ihrer Auswirkung auf

die Ausbildung der Pharynxdrüsen dem Pollen zumindest gleichwertig. Extrahierter, d. h. vitaminfreier Erlenpollen entsprach in der Wirksamkeit etwa dem entvitaminisierten Casein. Eine Beimischung aller Vitamine zu eiweißfreier Zuckernahrung hatte noch eine bessere Wirkung als reines Casein. Auch entvitaminisiertes Casein brachte die Drüsen zu einer geringen Entwicklung gegenüber Zuckernahrung. Bei Ernährung der Bienen mit Zucker ohne Zusatz an Eiweiß oder Vitaminen waren die Drüsen bereits am 5. Lebenstag der Bienen etwas reduziert gegenüber den Drüsen frisch geschlüpfter Bienen, die bei Versuchsbeginn untersucht wurden.

Als Ergebnis dieser Versuche kann gesagt werden, daß die Vitamine auf die Ausbildung der Futtersaftdrüsen — im Gegensatz zur Einwirkung auf die Lebensdauer — einen *entscheidenden* Einfluß ausüben. Gefördert wird dieser Einfluß noch durch zusätzliche Fütterung von Eiweißnahrung.

Durch die genauen Messungen konnte also gezeigt werden, daß durch Vitaminbeifütterung die Futtersaftdrüsen der Bienen stärker ausgebildet werden als bei vitaminfreier Nahrung. Aber auch reine Eiweißkost brachte die Drüsen zu einer geringen Entwicklung. Es blieb daher zu untersuchen, ob die Größenzunahme der Drüsen bei Vitaminfütterung mit einer vermehrten Bruttätigkeit der Bienen parallel läuft. Außerdem mußte geprüft werden, ob die ohne Vitamine entwickelten Drüsen funktionsfähig sind. Um diese Fragen zu klären, führte ich eine Reihe von Brutversuchen durch. Die Bienen wurden in sogenannten Einwabekästchen mit einer Königin zusammen gehalten. Die Kästchen wurden etwa am 5. Lebenstag der Bienen in Schutzhäuschen untergebracht und im Freien in Flugkäfigen aufgestellt. Die Völkchen wurden mit je 140 g frisch geschlüpften Bienen gebildet und erhielten das Eiweiß- und Vitaminfutter in die Waben eingeschleudert und außerdem noch Zuckerwasser in der Futterkammer. Die Bruttätigkeit der Bienen wurde bei folgenden Futterarten untersucht: Erlenpollen 33 % in Invertzucker; Casein 33 % mit Zusatz der vorstehend angegebenen Vitamine in Invertzucker; Casein 33 % in Invertzucker.

Die Versuche ergaben eine gute Bruttätigkeit bei Fütterung von Erlenpollen oder Casein mit zugesetzten Vitaminen. Aber auch bei Ernährung mit entvitaminisiertem Casein waren die Bienen fähig, wenig Brut aufzuziehen.

Nach Wegnahme der Königin konnten die Casein-ernährten Bienen sogar eine Königin nachschaffen, der von diesen Bienen erzeugte Futtersaft mußte also vollwertig sein. Gegen dieses Ergebnis sind noch Einwände möglich, auf die in der Diskussion eingegangen werden kann.

Diese bisher besprochenen Brutversuche machen es wahrscheinlich, daß frisch geschlüpfte Bienen einen aus der Larvenzeit stammenden Vorrat an Vitaminen und daher zunächst keinen aktuellen Bedarf an Vitaminen haben. Deshalb wurde noch ein weiterer Versuch durchgeführt, bei dem die gleichen Bienen 2 Brutstaffeln hintereinander aufziehen mußten; es standen mir hierzu wegen der fortgeschrittenen Jahreszeit nur Stockbienen unbekannten Alters zur Verfügung.

Bei der ersten Brutentnahme und Zählung ergab sich folgendes Bild:

	Anzahl der gedeckelten Zellen.
Casein und Vitamine	454
Casein.....	322

Die 2. Brutauszählung ergab :

	Anzahl der gedeckelten Zellen.
Casein und Vitamine	76
Casein.....	7

Der Gesamt-Brutansatz der beim Brüten vitaminfrei gehaltenen Bienen betrug also bei der ersten Auszählung rund 75 % des zusätzlich mit Vitaminen gefütterten Vergleichsvölkchens, bei der 2. Auszählung nur noch rund 12 %. Es ist anzunehmen, daß dieses Nachlassen der Brutfähigkeit auf einen allmählichen Verbrauch des Vitaminvorrates zurückzuführen ist.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die bei der Futtersaftdrüsenmessung festgestellte Vergrößerung der Drüsen durch vitaminfreie Casein-Ernährung bereits ausreicht, um Brut pflegen zu können. Es bleibt jedoch weiteren Untersuchungen vorbehalten zu klären, wie lange die Fähigkeit der Bienen, Brut ohne Vitaminzufuhr zu pflegen, bestehen bleibt. Der letzte Versuch zeigt mit aller Deutlichkeit, daß diese Fähigkeit bei vitaminfreier Diät begrenzt ist und rasch abnimmt.

Summary.

The known influence of a pollen diet on the duration of life and the physiological condition of the adult bee can be traced back above all to the high protein content of the pollen. At the beginning of my tests it was uncertain whether the vitamins contained in the pollen also had a physiological significance for the imago of the honey-bee. Contradictory assertions have been made by previous researchers (works by CHAUVIN, 1951-1952; PAIN, 1951; DE GROOT, 1950-1951; MÜSSBICHLER, 1952, and MAURIZIO, 1954, are discussed).

My tests gave results which correspond to a certain extent with the discoveries of MAURIZIO. Young bees hatched out of pollen-free breeding combs were used for the experiment in the thermostat. The effects of the following types of food were compared: hand-gathered *Alnus*-pollen; pollen from which the vitamins had been removed by extraction by ether, alcohol and water; vitamin-free Casein with and without the addition of synthetic preparations of the vitamins contained in pollen and the same vitamins without protein, always in a sugar paste.

To determine the duration of life the bees were kept in the thermostat until they died. I examined the pharyngeal glands of these bees on the 5th until 25th day of life. According to WAHL (1954) the separate lobes of 50 to 170 bees of each type of diet were measured micrometrically in length and breadth.

Results :

1. The effect of the given types of diet in prolonging life was on the average the same in all tests. The vitamins, in contrast to the protein component of pollen, have no influence on the duration of life in the adult bee.

2. The pharyngeal glands were caused to develop more moderately by the given types of diet, and the decrease of the glands with increasing age progressed more slowly than is the case with a diet of pure sugar. A diet containing vitamins and protein

(casein with additional vitamins) caused distinctly larger lobi of the glands, whose decrease in size followed more slowly than with the diet containing protein and no vitamins, or that containing vitamins and no protein. "Pantothen" acid proved especially effective, whereas the other vitamins of the B-complex did not.

3. The breeding tests are very difficult (the dose of protein is necessary for breeding, bad acceptance of casein). The breeding activity with vitamin-containing casein is normal and is just as good as with *Alnus*-pollen. On a diet of vitamin-free casein the swarm of freshly-hatched bees reared larvae until they were three or four days old and was able to breed a new queen bee after removing the old queen. It can be seen then that the pharyngeal glands are in function. Normal healthy hive-bees of unknown age on a diet of vitamin-free casein brought numerous larvae up to the stage of pupation. However the size of the brood was less and as the bees increased in age it decreased more quickly than it does on a diet of casein plus vitamins.

Although vitamins are not necessary for the existence of the honey-bee imago, the results for development of the pharyngeal glands and for breeding ability show that in effect they play an important part.

Résumé.

On connaît l'influence de l'alimentation avec pollen sur la longévité et l'état physiologique de l'abeille adulte ; cette influence dépend avant tout de l'importance du contenu en protéine du pollen. Au début de mes investigations, on ne savait pas encore si les vitamines que renferme le pollen ont une importance physiologique pour l'imago de l'abeille mellifique. Les indications fournies jusqu'à maintenant par les différents chercheurs étaient toutes contradictoires. (Les travaux de CHAUVIN, 1951-1952, de PAIN, 1951, de GROOT, 1950-1951, de MÜSSBICHLER, 1952, et de MAURIZIO, 1954.)

Mes travaux personnels aboutirent à des résultats qui correspondent partiellement à ceux de MAURIZIO. Les insectes utilisés pour l'expérience dans le thermostat étaient de jeunes abeilles échappées de rayons dépourvus de pollen. On a comparé les actions des modes de nourriture suivants : pollen d'Aune récolté à la main, pollen d'Aune extrait avec de l'éther, de l'alcool et de l'eau et, par suite, dépourvu de toute vitamine, caséine dévitaminée avec et sans addition de préparation synthétique des vitamines contenues dans le pollen, les mêmes vitamines sans apport de protéine ; chaque sorte de nourriture était présentée en pâte sucrée.

Pour déterminer la longévité, les abeilles étaient gardées dans le thermostat jusqu'à leur mort. J'examinais les glandes du pharynx des abeilles utilisées au cinquième et jusqu'au vingt-cinquième jour de leur existence. Après WAHL (1954), on mesura séparément, micrométriquement, la longueur et la largeur des Lobi de 50 à 170 abeilles, en tenant compte du mode d'alimentation.

Résultats :

1. L'action prolongatrice de la vie que présentent les différents modes d'alimentation énumérés était identique en moyenne dans toutes les expériences. Les vitamines sont sans influence sur la longévité de l'abeille adulte par opposition à la composition albuminoïde du pollen.

2. Les modes d'alimentation indiqués ont une influence modératrice sur le développement des glandes pharyngiennes et la transformation régressive de ces glandes correspondant à l'avancement en âge se réalisait plus lentement que lors de l'ingestion d'une nourriture purement sucrée. Une alimentation albuminoïde contenant des vitamines (caséine additionnée) entraînait très nettement des Lobi glandulaires plus gros dont la transformation régressive se réalisait plus lentement que lors de l'ingestion d'une nourriture albuminoïde sans vitamine ou d'une nourriture vitaminée sans albumine. L'acide pantothénique se révéla particulièrement actif ; les autres vitamines, au contraire du complexe B, ne l'étaient pas (statistique garantie par le T-test après Patau).

3. Les expériences sur les couvées sont très difficiles (un apport de protéine est

indispensable pour couvrir, mais la caséine est difficilement acceptée). La faculté de couvrir s'il y a ingestion de caséine vitaminée est normale et aussi bonne que pour le pollen d'Aune. Pour une alimentation constituée de caséine dévitaminée, les abeilles fraîchement écloses nourrissaient les larves jusqu'au troisième ou quatrième jour de leur existence larvaire et elles étaient capables, après disparition de la reine, d'élever une autre reine. Des abeilles vagabondes à glandes pharyngiennes, c'est-à-dire aptes à remplir leurs fonctions, pouvaient, pour un âge inconnu, avec alimentation en caséine dévitaminée, amener de nombreuses larves jusqu'à la transformation en chrysalide; le développement de la couvée était cependant moindre et, avec l'avancement en âge des abeilles, il diminuait nettement plus vite que pour une nourriture caséinée additionnée de vitamines.

L'imago de l'abeille mellifique semble ne posséder aucun besoin actuel de vitamines. Les résultats sur le développement des glandes du pharynx et sur les capacités de couvrir montrent nettement que les besoins en vitamines sont effectifs.

DISKUSSION

Dr. WAHL. — Die Arbeit von Frl. BACK ist aus meinen eigenen Untersuchungen über den Nährwert von Pollenersatzmitteln, über die ich auf der Tagung der Deutschen Sektion im August 1953 in Hamburg berichtet habe, entstanden. Als Frl. Back ihre Untersuchungen 1952 begann, waren uns nur die widersprechenden Ergebnisse von CHAUVIN, PAIN, MÜSSBICHLER und DE GROOT über den Vitaminbedarf der Biene bekannt. Wir wußten nicht, daß Frl. Dr. MAURIZIO, Bern-Liebefeld, über die gleiche Frage und mit beinahe der gleichen Technik arbeitete. Ich habe das Referat von Frl. BACK trotzdem zum Kongreß angemeldet, weil ihre Ergebnisse die Befunde von MAURIZIO nicht nur teilweise bestätigen sondern in einigen Punkten über sie hinausführen. Übereinstimmend mit MAURIZIO konnten wir keinen Einfluß der Vitamine auf die Lebensdauer der Biene feststellen. Dagegen zeigte sich ein Einfluß der Vitamine auf die Ausbildung der Futtersaftdrüsen. Besonders hervorzuheben sind die Ergebnisse der Brutversuche, die noch weiter ausgebaut werden sollen. Nach dem vorausgegangenen Referat von Prof. KOCH, München, muß als Lücke in der Arbeit von BACK angesehen werden, daß wir Biotin nicht in die verfütterten Vitamine aufgenommen haben.

Dr. KARLSON. — Bei solchen Versuchen sollte auch auf den Gehalt der Nahrung an Cholesterin geachtet werden, denn wir wissen aus den Arbeiten von FRAENKEL u. a., daß Cholesterin für Insekten ein notwendiger Zusatzfaktor ist. — Ferner muß auch das Carnitin (Vitamin B₁₃) berücksichtigt werden.

Dr. GONTARSKI. — Ist bei den Lebensdauerversuchen die Quantität der jeweils verabreichten Nahrung bekannt? Hatten die Bienen, deren Futtersaftdrüsen später gemessen wurden, Gelegenheit Brut zu pflegen? Dr. GONTARSKI fragte weiter, ob Dr. BACK zu den Brutversuchen sterilisierte Waben benutzt hätte, denn normalen Brutwaben hafteten Bakterien an, die u. U. Biotin erzeugen könnten.

Dr. BACK. — Ich benutzte normale, nichtsterilisierte Brutwaben. Die Quantität der jeweils verabreichten Nahrung ist bekannt. Die Bienen, deren Drüsen später gemessen wurden, hatten keine Gelegenheit zu brüten.

Professor KOCH bemerkte, daß Dr. BACK Folsäure und Biotin nicht zugegeben hätte. Daraufhin warf Dr. BACK die Frage auf, inwieweit die Bienen ihren Biotin-Bedarf durch die Biotin-Produktion ihrer Darmbakterien decken können.

Dr. GUBLER. — In diesem Zusammenhang wäre es interessant, einmal zu prüfen, ob die Darmbakterien und Protozoen der Biene für deren Ernährung eine Rolle spielen. Ich denke vor allem an die vitaminproduzierenden Symbionten anderer Insekten.

Frl. Dr. MAURIZIO. — Die heutigen Kenntnisse über die Wirkung der Pollen-Inhaltstoffe auf die erwachsene Biene lassen sich kurz zusammenfassen: Als sicher kann angenommen werden, daß die Eiweißkomponente des Futters entscheidenden Einfluß hat auf Lebensdauer und physiologischen Zustand der erwachsenen Biene; über die Wirkung der Vitamine bestehen gewisse Meinungsverschiedenheiten. Zur Abklärung dieser Frage haben sich die Bieneninstitute in Bures, Marburg und Liebfeld zu einer Arbeitsgruppe zusammengeschlossen, die gemeinsame Experimente über die Wirkung der Pantothensäure auf Lebensdauer und physiologischen Zustand eingeschlossener Jungbienen ausführen soll.

Dr. WAHL. — Welche Vitamine die Biene benötigt, ist durch die Untersuchungen von BACK noch nicht geklärt. Die Brutversuche wurden nur durchgeführt, um zu prüfen, ob vitaminfrei ernährte Bienen Futtersaft erzeugen können. Der Vitaminbedarf der Bienenlarve soll mit der gleichen Technik in weiteren Versuchen festgestellt werden.

LA CONSTRUCTION SOCIALE CHEZ *APIS MELLIFICA*

par

Roger DARCHEN

Laboratoire de Recherches apicoles, Bures-sur-Yvette (France).

FAITS-EXPÉRIENCES

J'ai fait les constatations suivantes qui, sans être toutes originales, m'apportent des éléments pour une nouvelle synthèse des hypothèses de la construction chez l'Abeille.

A. LA FORME DES CELLULES VUE DE FACE. — La forme hexagonale est la forme normale d'une cellule d'abeilles : cellules de couvain ou cellules à miel.

Cependant, si l'on prend soin de mesurer, avec un pied à coulisse, chaque cellule d'un rayon dit normal, on s'aperçoit bien vite qu'il n'est plus possible de donner une mesure unique pour l'ensemble des cellules : on peut dire simplement que l'ensemble des distances, qui mesurent l'espace entre deux parois parallèles de cellule, se répartit entre un minimum et un maximum (ici 5,8 à 6 mm) : sur 196 cellules mesurées, 157 se comptent entre ces limites (tableau I).

Il y a cependant des mesures qui se trouvent hors de ces limites. Sont-elles uniformément réparties au milieu des autres ou bien résident-elles dans certains coins bien déterminés ? Un tableau des mesures nous indique que ces cellules se trouvent à peu près toutes dans les cinq premières rangées à partir du haut du cadre. De plus, dans 95 % des cas, les cellules de la première rangée ont la forme de pentagones dont un des côtés est la paroi de bois. Ce ne sont pas, d'ailleurs, les seules cellules qui affectent cette forme : les cellules d'attache aux montants verticaux des cadres leur ressemblent. *Leur construction est assez singulière, car les abeilles commencent d'abord à envoyer des prolongements informes jusqu'au bois. Ce n'est qu'ensuite qu'elles les modèlent.*

Il y a d'autres cellules anormales dans les rayons. Nous savons que ces derniers, pour des causes diverses, prennent des formes bizarres : courbe, brisée. Il est normal qu'aux raccords les cellules elles-mêmes soient aberrantes : leurs formes sont souvent indéfinissables. Elles servent à colmater les rayons.

Il est encore facile de découvrir des cellules irrégulières, lorsque les

TABLEAU I

VARIATION DE LA TAILLE DES CELLULES SUR UN RAYON ORDINAIRE.

	5,9	6,2	6,2	6,3	6,0	6,2	6,7
5,8	6,2	6,3	6,0	6,4	6,4	6,4	6,4
	5,9	6,3	6,1	6,1	6,2	6,2	5,9
6,0	6,0	6,0	6,0	5,8	6,1	5,8	6,0
	5,8	6,1	5,9	5,7	5,9	5,9	6,0
6,0	5,9	6,1	5,9	5,7	6,0	5,8	5,8
	5,8	6,0	5,9	5,9	5,6	5,8	5,8
5,8	5,8	5,8	5,8	5,7	5,7	5,8	5,8
	5,8	5,9	5,9	5,9	5,9	5,9	6,0
5,9	5,9	5,9	5,7	5,9	6,0	5,8	5,8
	5,8	5,8	5,8	5,8	5,8	5,9	5,8
5,8	5,8	6,0	6,0	6,0	5,8	5,8	5,8
	5,8	5,8	5,9	5,9	6,0	6,0	5,8
5,8	5,8	5,8	5,9	6,0	5,8	5,8	6,0
	5,7	5,8	5,8	5,8	6,0	6,0	6,0
5,8	5,8	5,8	6,1	5,9	6,0	6,0	6,0
	6,1	6,0	5,8	5,9	6,2	6,0	6,0
5,7	5,7	5,7	5,9	5,9	5,9	5,9	5,9
	5,9	5,9	5,9	5,9	6,0	6,0	5,9
5,9	5,8	5,8	5,8	6,0	6,0	5,9	5,9
	5,6	5,9	5,9	5,9	5,9	6,0	6,0
5,8	5,6	5,9	5,9	5,9	5,9	5,9	6,0
	5,9	5,6	5,9	6,0	5,9	6,1	6,0
5,8	5,8	5,8	5,8	6,2	5,9	5,9	5,9
	5,9	5,8	5,8	5,9	5,9	5,9	
5,7	5,8	5,8	5,8	5,9	5,7		
	5,9	5,7	5,7	5,8	6,0		

insectes, par un déterminisme encore inconnu, passent insensiblement des cellules d'ouvrières aux cellules de mâles, et inversement. Plus normales que les précédentes, elles n'en sont pas moins différentes des autres par leur taille et souvent leur forme.

Mais penchons-nous sur les cellules « normales » elles-mêmes, et nous verrons que les hexagones ne sont pas réguliers. Les angles latéraux sont supérieurs à 120° , alors que les angles du sommet et de la base en sont inférieurs. Les côtés que je disais parallèles semblent, d'une manière générale, concourir vers le haut de la ruche.

B. LA FORME DES CELLULES VUE DE PROFIL. — Vues en coupe verticale, les cellules n'échappent pas non plus aux irrégularités. Je dirai même que c'est dans cette perspective qu'elles apparaissent encore mieux.

On connaît le relèvement vers le haut des parois des cellules. On sait moins que les parois opposées des cellules ne sont pas parallèles, mais possèdent des plans qui se coupent dans tous les sens. Enfin, lorsqu'une cause quelconque vient perturber les constructions, ces irrégularités s'accroissent.

Autant d'irrégularités, autant de solutions qu'il nous faudra trouver, car les phénomènes que je viens de citer présentent bien des caractères généraux. Actuellement, je pense qu'en conservant un certain acquis de mes prédécesseurs il faudra le compléter par une vue qui fait davantage entrer en action une relation plus étroite entre les insectes de la grappe cilière, mais aussi entre les insectes et la cire elle-même : on pourra dire, je crois, la grappe cilière ou même l'essaim modèle les constructions et, inversement, ces dernières modèlent celle-là.

Quelques remarques parmi de nombreuses autres vont dans le sens de ces dernières affirmations : elles nous montrent, je pense, d'une façon évidente, l'étroite relation entre la forme de l'essaim et la forme des rayons.

a. *Action de la pesanteur sur la forme des rayons; expériences de GONTARSKI.* — Les travaux de GONTARSKI et ses observations devaient m'indiquer la voie où je devais m'engager. Cet auteur avait montré en 1949 l'importance de la pesanteur dans la formation des édifices de cire. En soumettant plusieurs nuclei à des mouvements rotatifs, il a pu mettre en évidence l'intervention de ce facteur : un cadre vertical, couvert d'un petit essaim, soumis à la force centrifuge donne une résultante oblique qui déporte loin de la verticale les abeilles et leurs constructions. Si le cadre est placé dans le sens du rayon ayant pour centre l'axe de rotation, les édifices se déplaceront avec les abeilles dans le même sens vers l'extérieur ; si le cadre est disposé dans le sens d'une corde, le rayon en construction débordera le plan du cadre vers l'extérieur. Enfin, GONTARSKI nous indique que le sens graviscopique des abeilles est très subtil puisqu'il perçoit, sur des rayons immobiles, une inclinaison de 20° et qu'il la corrige.

b. *Existence de forces latérales.* — En effet, sans faire agir la force centrifuge comme l'auteur précédent, on découvre quelquefois que le rayon de

cire en construction ne présente pas un axe de symétrie vertical. Il peut être oblique et se diriger vers l'une des parois de la ruche, comme si une traction s'était exercée par le côté au moment de la construction. La grappe cirière accrochée aux parois en serait la cause. De plus, une coupe horizontale des rayons construits, parallèle au plan du couvre-cadre, nous montre souvent que le plan vertical des rayons n'est pas toujours rectiligne mais curviligne, comme si des tractions avaient existé dans des plans différents de celui du rayon en construction. Ces forces, ayant leur point d'application sur la cire, se dirigeraient vers les parois où se trouvent accrochées les abeilles. *Bref, tout ceci nous indique bien, semble-t-il, que les rayons en construction dans une ruche sont le résultat d'un jeu de forces verticales et latérales.*

L'étude des retouches va nous permettre d'aller plus avant dans l'étude de cette machinerie. Je ne donnerai ici qu'un résumé du texte paru en 1954 (vol. 3) dans *Insectes sociaux*.

Modifications des rayons. — Le parallélisme des rayons, lui aussi, n'est pas souvent obtenu immédiatement par les abeilles : les premières ébauches peuvent être posées dans un plan perpendiculaire à celui des rayons voisins. Ce n'est seulement qu'au cours de la construction que les abeilles retrouvent le parallélisme au moyen de courbures, de pivotement... Enfin, lorsqu'un substrat leur est imposé, les abeilles le modifient de fond en comble par un travail sur les parois surtout : totale ou partielle destruction, allongement...

Modification des cellules. — Les cellules dites « normales » sont sujettes à un continuel remaniement. Les cellules de la base du rayon (sommet du cadre) sont sans cesse transformées. Les cellules de réparation des brèches mettent clairement en évidence ce phénomène ; des mesures ont été effectuées sur plusieurs jours. Les moyens employés par les abeilles dans ces transformations sont divers, mais une règle générale peut être dégagée : les parois des cellules servent à corriger les défauts.

Or ce genre d'expériences m'a permis en même temps de constater les phénomènes suivants. Dans des rayons construits, j'effectuais des brèches verticales de différentes tailles. Dans certains cas, j'écartais les lèvres de la brèche parallèlement à elle-même, de manière à donner aux abeilles un espace à reconstruire ne contenant pas un nombre exact de cellules ; dans d'autres, je laissais les rayons à leur place après découpage d'une brèche (tableau II et III). Contrairement à mon attente, j'ai fait les constatations suivantes : 1° dans les deux cas, la reconstruction est la même ; 2° la taille des cellules va en décroissant à partir des bords de la brèche pour se terminer aux environs du centre par une cellule anormalement grande ou par deux cellules anormalement petites ; 3° les premiers raccords se font au hasard le long de la brèche. Les abeilles finissent ensuite leurs constructions en montant et en descendant à partir de ces points de soudure. — Il n'entre pas aujourd'hui dans mon intention de chercher les processus physiologiques qui entrent en jeu dans cette régulation.

TABLEAU II

VARIATION DE LA TAILLE DES CELLULES SUR UN RAYON DANS LEQUEL UNE BRÈCHE A ÉTÉ EFFECTUÉE (2,7 CM). (ICI, LES LÈVRES DE LA BRÈCHE N'ONT PAS ÉTÉ DÉPLACÉES.)
CES MESURES ONT ÉTÉ FAITES SUR UNE PHOTOGRAPHIE.

7,7	7,7	7,5	7,3	7,5	7,7	7,4	7,4
7,3	7,6	7,4	7,5	7,5	7,5	7,5	
7,7	7,7	7,7	7,3	7,6	7,5	7,7	7,5
7,5	7,6	7,7	7,7	7,7	7,3	7,6	
7,7	7,7	7,8	7,5	7,4	7,7	7,7	
7,2	7,7	7,7	7,3	7,6	7,5	7,5	7,5
7,3	7,6	7,6	7,6	7,6	7,1	7,4	7,5
7,4	7,4	7,4	7,4	7,4	7,4	6,9	7,5
7,3	7,7	7,6	7,1	7,1	7,3	7,5	
7,6	7,8	7,7	7,6	7,3	7,0	7,3	7,3
7,9	7,5	7,5	7,3	7,2	7,0	7,4	7,5
7,6	7,6	7,6	7,5	7,3	7,0	7,0	7,3
8,0	7,6	7,2	7,2	6,8	7,0	7,5	7,6
7,8	7,7	7,7	7,1	7,1	7,0	6,9	7,5
7,7	8,0	7,2	7,0	7,0	7,0	7,4	7,4
7,7	7,7	7,7	7,2	7,2	7,0	7,2	7,5
7,9	7,9	7,6	7,1	7,1	7,1	7,5	7,7
8,0	7,5	7,5	7,5	7,2	7,2	7,5	7,7
7,7	7,4	7,7	7,5	7,4	7,4	7,4	7,5

TABLEAU III

VARIATION DE LA TAILLE DES CELLULES SUR UN RAYON DANS LEQUEL UNE BRÈCHE A ÉTÉ EFFECTUÉE (2,7 CM). (ICI, LES LÈVRES DE LA BRÈCHE ONT ÉTÉ DÉPLACÉES.)
CES MESURES ONT ÉTÉ FAITES SUR UNE PHOTOGRAPHIE.

10,4	9,4	10,1	9,6	9,6	9,6			
10,5	10,5	9,4	9,4	9,2				
8,7	8,3	8,2	8,2	9,1	9,1	9,4	9,1	
8,5	8,6	8,7	8,6	8,9	8,9	8,9	8,9	
8,6	8,6	8,9	8,8	8,8	8,8	9,0	9,0	
8,8	8,7	8,7	8,7	8,7	9,2	9,2	8,9	
8,9						9,2	8,9	
8,9	Trou.					8,9	8,9	
8,7	9,2			8,8	8,9	8,9	9,4	
9,3	8,7	9,1	8,6	8,4	8,7	8,7	9,3	
9,1	8,7	8,9	8,4	8,3	8,8	8,9	8,9	9,4
8,8	8,7	8,5	8,3	8,4	8,9	8,9	9,3	
9,0	8,7	8,2	8,2	8,7	8,8	9,1	9,1	
8,8	8,4	8,3	8,0	8,0	8,8	9,1	9,1	
8,8	8,5	8,2	8,3	8,1	8,4	8,7	8,9	9,4
8,7	8,5	8,4	8,1	8,4	8,7	8,7	8,9	
9,0	8,7	8,7	8,7	8,7	8,9	9,2	9,2	8,7

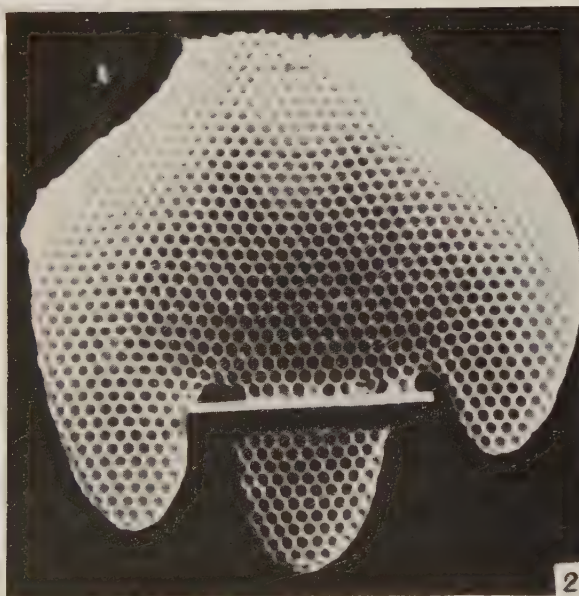
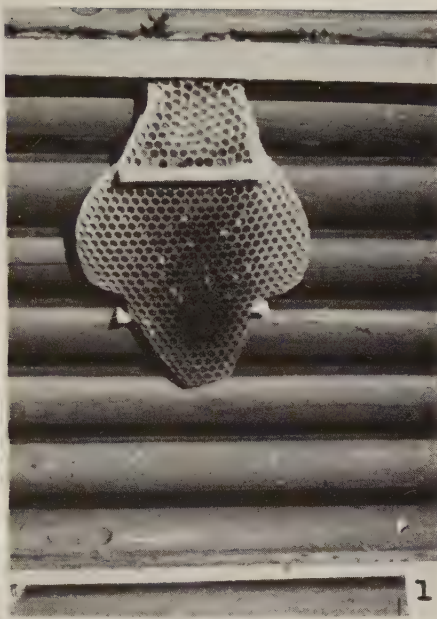
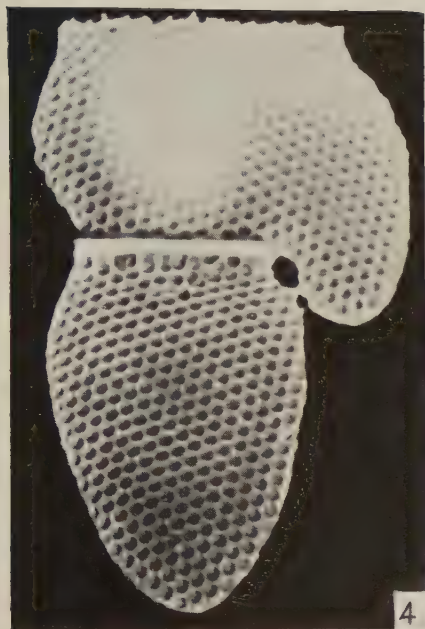


PLANCHE I.

HYPOTHÈSE

Il semble bien, à ce point de mon exposé, que les théories invoquées jusqu'ici pour expliquer les constructions des abeilles ne peuvent rendre compte suffisamment des faits décrits.

En revanche, je pense que tous ces faits sont assez éloquentes pour nous amener à entrevoir que les abeilles au travail sont non seulement conditionnées par l'environnement (grappe, ruche...), mais jouissent encore d'un autoconditionnement, semblable au feed-back des mécaniques modernes. J'ajoute même que les résultats de mes expériences précédentes ne sont guère compréhensibles sans cette intervention infinitésimale, différentielle et continue de la grappe sur les abeilles au travail. Or les parois des cellules, en particulier, permettent admirablement cette régulation.

Mais la considération des nombreuses irrégularités que nous avons signalées dans les rayons ou dans les cellules, dans la pose des rayons, etc., nous invitent encore à compléter nos vues sur le mécanisme de la construction chez l'Abeille par l'introduction, presque obligatoire, de ce que les Cybernéticiens appellent l'*aléatoire*.

L'information transmise aux travailleuses semble, en effet, échapper aux liaisons fonctionnelles classiques parce qu'elle n'est pas précise, parce qu'elle ne livre que des valeurs probables auxquelles doit répondre le fonctionnement de la grappe. Chaque Abeille au travail agit à sa manière dans le sens de la plus grande probabilité. C'est pourquoi l'ouvrage avance obligatoirement dans le bon sens, mais avec de nombreuses fluctuations.

En résumé, pour moi, actuellement, l'essaim, au travail, semble se comporter comme une machine à la fois conditionnée et autoconditionnée dans laquelle l'information ne livre que des probabilités de fonctionnement.

Il y a encore une lacune dans mon étude. J'ai sans cesse parlé d'information, sans cesse je l'ai fait intervenir. — Mais quelle est-elle exactement ? Par de nombreuses expériences, j'ai éliminé l'action des stimuli olfactifs et ultra-sonores. Les stimuli visuels ont été rejetés parce que la ruche est obscure. Restent donc les stimuli tactiles. Enfin, d'autres expériences me montrent déjà que de *petits obstacles* (baguettes, cubes de bois), collés sur une seule face d'un rayon, peuvent amener de *graves perturbations* dans la construction. L'information se transmettrait-elle à la surface de la cire ? Mes études se poursuivent en ce sens (Pl. I).

BIBLIOGRAPHIE.

1920. ARMBRUSTER. — Zum Problem der Bienenzelle (*Bücherei für Bienenkunde*, 4. Band, Leipzig).
1753. BUFFON. — *Histoire naturelle générale et particulière* (vol. 7, part. I).
1949. GONTARSKI. — Über die Vertikalbrientierung der Bienen beim Bau der Waben und bei der Anlage des Brutnestes (*Zeitsch. für Verg. Physiol.*, 31, 652-670).

1954. DARCHEN. — Quelques régulations sociales dans la construction chez les Abeilles (*Insectes sociaux*, 1 [3]).
1740. RÉAUMUR. — Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes (5 : *Mémoires*, V).
1788. SWAMMERDAM. — La bible de la nature (*Biblia Naturæ*), 2, Leydæ.
- 1864-1866. WATERHOUSE. — On the formation of the Cells of Bees and Wasps (*Transactions of the Entom. Soc. of London*, 115).

Summary.

An order is apparent in the beehive: a certain similarity between the cells and a certain parallelism between the honeycombs is undeniable. A closer observation shows us that this order is on the whole only a later acquisition. Darwin and Réaumur among other authors have already referred to the modification of the honeycombs by the bees. I wished to examine the extent of these later improvements and alterations to cells and honeycombs.

Modification of cells. — The so-called normal cells are subject to a continuous transformation. The cells at the base of the honeycomb (the top of the frame) are continuously transformed. The repair of breaches shows the phenomenon clearly: measurements have been taken over a period of several days. The means employed by the bees for the transformation are diverse, but one general rule can be distinguished: The walls of the cells are used to correct defects.

Modification of the honeycombs. — The parallelism of the honeycombs is not achieved straight away by the bees: the first sketchy construction can be placed perpendicular to the neighbouring cells. It is only in the course of construction that the bees come back to the parallelism by means of curves and pivots... If a substrate (artificial honeycomb) is given to the bees, they modify it from top to bottom, working especially on the cell walls, by total or partial destruction and elongation of the cells. The cell walls play an important part in the modification of the architecture of the honeycombs. One may conclude, that this "law of renovation" (*retouches*) is a general principle for construction by bees. The cell of the honeycomb never, or hardly ever, has its final form at first; the bees work by means of successive alterations and improvements.

Finally I think at present, that the active Swarm behaves like a machine, the functioning of which is at the same time endoganously and exogenously conditioned, its investigation resulting only in probabilities of its functioning.

Zusammenfassung.

Eine Ordnung erscheint im Bienenstock : große Ähnlichkeit der Zellen und Parallelität der Waben. Eine vertieftere Beobachtung zeigt uns, daß diese Ordnung vielfach eine spätere Erwerbung darstellt. Auf die Modifikation der Wabenzellen bei den Bienen haben Darwin, Reaumur u. a. Autoren schon hingewiesen. Ich wollte das Ausmaß der Veränderungen und Nachbesserungen an Zellen und Waben untersuchen.

Zell-Modifikationen. — Die sog. Normalzellen sind einer fortwährenden Umgestaltung unterworfen. Der Zellgrund in der Mittelwand (Spitze der Zelle) wird ständig umgebaut. Die Ausbesserung von Lücken zeigt dieses Phänomen ganz deutlich, die Messungen wurden über mehrere Tage ausgedehnt. Die von den Bienen zum Umbau verwendeten Methoden sind verschieden, aber eine Hauptregel läßt sich aufstellen : Die Zellwände dienen zur Korrektur der Fehler.

Waben-Modifikationen. — Der Parallelismus der Wabe wird von den Bienen nicht sofort erreicht : Die ersten Ansätze können senkrecht zu den benachbarten Waben sein. Im Verlauf des Bauens finden die Bienen über Kurven etc., zur Parallelität. Bietet man den Bienen ein Substrat (Kunstwabe), so modifizieren sie es im Übermaß durch Arbeit an Wänden : völliger oder teilweiser Abbau, Verlängerung der Zellen. Die Zellwände spielen eine Hauptrolle in der Korrektur der Hauptwabenanlage. Man kann schließen, daß dieses Gesetz der ständigen Veränderungen ein allgemeines Bauprinzip bei der Biene ist. Die Wabenzelle hat niemals oder fast niemals sofort ihre endgültige Form : Die Biene arbeitet durch fortlaufende Veränderungen und Nachbesserungen.

Schlussendlich scheint mir zur Zeit der active Schwarm sich wie eine Maschine zu verhalten, welche gleichzeitig von äusseren und inneren Faktoren gesteuert wird, ohne daß ihr Studium mehr als blosse Funktionsmöglichkeiten zu erkennen gestattet.

DISCUSSION

M. CHAUVIN précise que M. DARCHEN a volontairement laissé dans l'ombre de nombreuses expériences qui précisent l'« information » qui passe à travers la grappe cirière.

Il insiste sur l'importance de l'apport de la notion de « retouches » dans la connaissance de l'instinct.

M. SCHNEIRLA invite M. DARCHEN à étudier, chez les Fourmis, des phénomènes où interviennent certainement des « feed-back ».

ARBEITSTEILUNG IM BIENENSCHWARM

von

Waltraud MEYER

Zoologisches Institut der Freien Universität Berlin.

Direktor : Professor Dr. W. Ulrich (Deutschland).

Über die Arbeitsteilung unter den Bienen eines normalen Volkes (*Apis mellifica* L.) ist man heute gut unterrichtet (RÖSCH, 1925-1930; LINDAUER, 1952). Jede Arbeiterin absolviert im Laufe ihres Lebens mehr oder weniger alle in einem Bienenhaushalt vorkommenden Tätigkeiten in einer bestimmten Reihenfolge, d. h. die Verteilung der Arbeiten ist dem Alter der Bienen nach gestaffelt. Die Frage nach einer Arbeitsteilung im Bienenschwarm ist bisher noch nicht gestellt worden, wie wir denn überhaupt » über diese so gut wie unerforschte Traube künftighin noch viel Interessantes zu lernen haben werden « (ULRICH, 1937). Anlaß zu meinen Untersuchungen über dieses Thema war die Beobachtung, daß ein Bienenschwarm — ich meine dabei die im Freien hängende Schwarmtraube — nicht etwa eine ungeordnete Anhäufung von Bienen ist, sondern ein wohl strukturiertes und geordnetes Gebilde. Den Untersuchungen wurden folgende drei Fragen zu Grunde gelegt : I. Wie teilt sich ein Bienenvolk beim Schwarmakt, wie ist die Alterszusammensetzung des Schwarmes und des Restvolkes ? — II. Was gibt es an der im Freien hängenden Schwarmtraube zu beobachten : Die Struktur der Schwarmtraube, die Arbeitsteilung unter den Schwarmbienen ? — III. Wie ist die Arbeitsteilung im Bienenschwarm, der sich in seiner neuen Behausung einrichtet und wie werden diese Bienen, der an sie herantretenden Bauaufgabe gerecht ?

Alle drei Fragen bezog ich zunächst nur auf die Verhältnisse beim Vorschwarm, die Frage II. nur auf Trauben, die sich erst vor kurzem gesammelt hatten, jedenfalls noch nicht zum Bauen oder gar Brüten übergegangen waren.

METHODE UND MATERIAL.

Gearbeitet wurde mit normal starken Bienenvölkern in Celler Magazinbeuten. Täglich bis zum Auszug des Vorschwarmes waren pro Volk 100 frisch geschlüpfte Jungbienen markiert worden, und zwar je mit einer Tages- (Thorax) und einer Individualnummer (Abdomen). Wenn der Schwarm ausgezogen war, wurden Schwarm und Restvolk am späten Abend oder sehr früh am Morgen, d. h. zu einer Zeit, wo noch kein Bienenflug war, nacheinander in einen geschlossenen Raum gebracht, in kleinen Portionen betäubt, Biene für Biene angesehen und die Nummern aller markierten Tiere notiert.

Das Hauptaugenmerk galt den Beobachtungen an der im Freien hängenden Schwarmtraube. Um ein Abfliegen der Schwarmtraube zu verhindern, wurde gelegentlich die Königin in der Traube hinter einem

Absperrgitter eingekäfigt gehalten. Solche Trauben konnten dann ganz nach Bedarf aufgehängt werden (Pl. I, Abb. 1 und 2). Alle grundlegenden Beobachtungen wurden jedoch stets an Schwarmtrauben mit freier Königin und an ihrem natürlichen Sammelort angestellt.

Benutzt wurden :

Im Sommer 1953 und 1954

3 Normalvölker mit markierten Bienen aller vorhandenen Altersstadien,

2 Schwarmtrauben (Vorschwärme) mit markierten Bienen aller vorhandenen Altersstadien,

mehr als 10 ungezeichnete Schwarmtrauben

2 Schwarmtrauben wurden je 5 Tage hängen gelassen, während die anderen Schwärme nach kürzerer Zeit eingeschlagen wurden.

Im Sommer 1953

1 im Beobachtungsstock eingeschlagener Schwarm (Vorschwarm) mit markierten Bienen aller vorhandenen Altersstadien.

Im Frühjahr 1954

1 überwintertes Volk mit markierten Bienen aller vorhandenen Altersstadien.

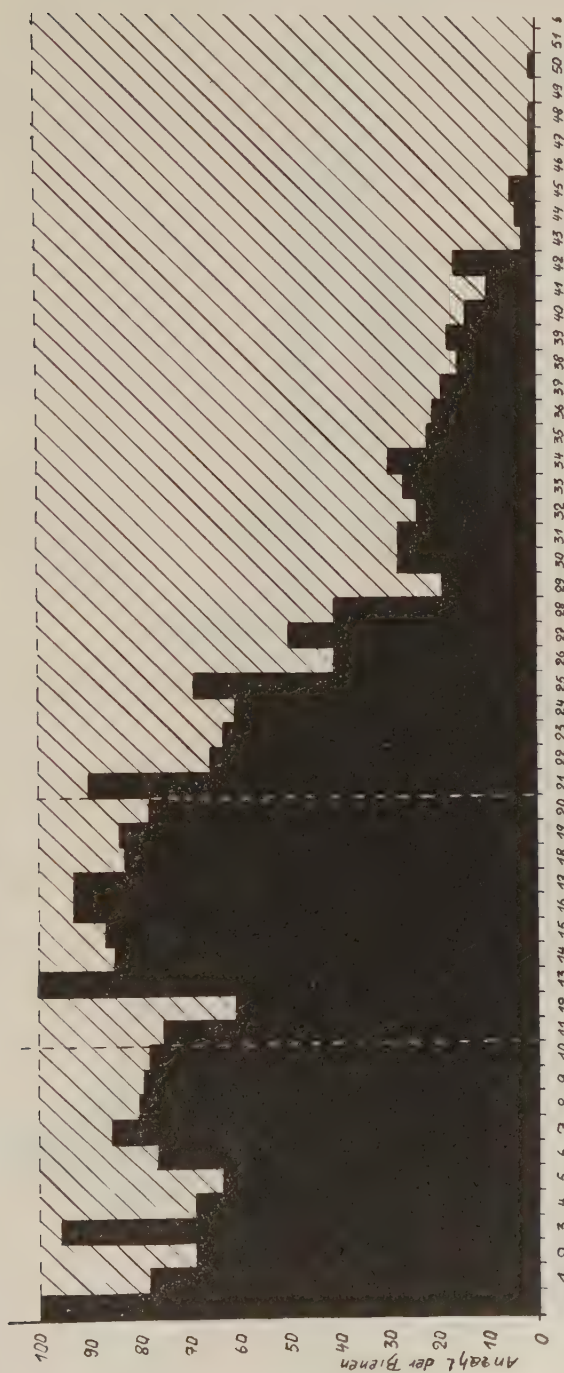
I. — Über die Teilung eines Bienenvolkes beim Schwarmakt ist einiges aus der Literatur bekannt (RÖSCH, 1930 ; ARMBRUSTER, 1937 ; BUTLER, 1940). Leider waren die Angaben für meine Zwecke unzureichend. Um Untersuchungen über die Arbeitsteilung unter den Schwarmbienen anzustellen, mußte ich sehr genau über die Zusammensetzung des Schwarmes orientiert sein, eigene Untersuchungen zu diesem Thema waren so unbedingt notwendig.

Abb. 1 a gibt einen Überblick über die Zusammensetzung eines sommerlichen Bienenvolkes am Schwarmtag. Ich erhielt dieses Bild durch die nachträgliche Zusammenschau von Schwarm und Restvolk. Das Volk besteht ungefähr aus $\frac{2}{3}$ Stockbienen (bis 20 Tage alt) und $\frac{1}{3}$ Trachtbienen (älter als 20 Tage). Die genauen Werte sind 70 % zu 30 %.

Der Schwarmakt (Abb. 1 b) bedeutet eine annähernd gleichmäßige Teilung des Bienenvolkes, und zwar in Bezug auf die Anzahl der Bienen wie auch die Verteilung der einzelnen Altersgruppen auf Schwarm und Restvolk :

	Stockbienen.	Trachtbienen.
	—	—
Restvolk	68 %	32 %
Schwarm	71 %	29 %

Die ganz jungen, noch nicht voll flugfähigen Bienen fehlen im Schwarm. Sie stehen dem Schwarmgeschehen jedoch nicht völlig unbeteiligt gegenüber, sondern ein Teil von ihnen stürzt ebenfalls mit dem ausziehenden Schwarm hinaus. Man findet sie dann ermattet in der Umgebung des Muttervolkes am Erdboden liegen. Diese Bienen waren im wesentlichen 0-6 Tage, vereinzelt bis zu 11 Tagen alt. Trachtbienen aller Altersstadien sind in etwa gleicher Zahl in Schwarm und Restvolk vorhanden. Wenn man bisher der Ansicht war (— ARMBRUSTER, 1937 ; BUTLER, 1940 ,



Alter der Bienen in Tagen

Abb. 1 a. — Alter der Bienen eines etwa 28 000 Tiere starken Volkes am Schwarmtag, 23. 6. 1953.

▨ Anzahl der zugesetzten markierten Jungbienen (5 700 Tiere) ;

■ Anzahl der am Schwarmtag im Volk vorhandenen markierten Bienen (2 328 Tiere).

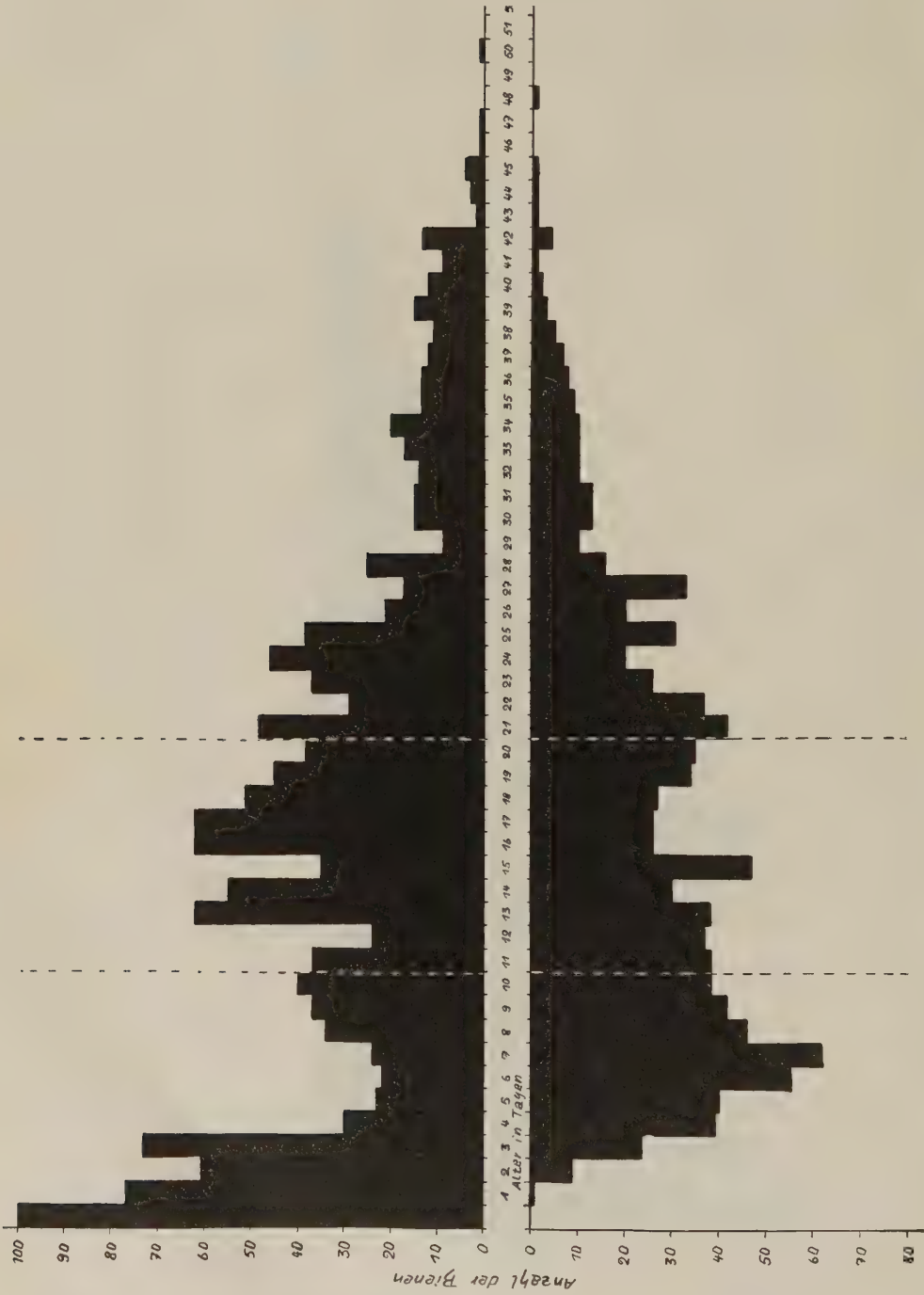


Abb. 1 b. — Teilung des Bienen-Volkes beim Schwarmakt, 23. 6. 1953; Schwarm (1 022 markierte Bienen); Restvolk (4 306 markierte Bienen).

Rösch, 1930 hatte im Schwarmvolk keine Trachtbienen markiert —), daß der Schwarm kaum Bienen des Trachtalters enthält, so mag das daran liegen, daß mit der Zeit ein Teil der älteren Tiere vom Schwarm wieder zum Restvolk zurückfliegt, und zwar besonders dann wenn der Schwarm sehr gestört wird. Ich konnte das an einem gezeichneten Schwarm aus einem Heidevolk beobachten. Er hing sehr hoch und ungünstig und wurde so beim Einfangen mehrmals aufgewirbelt. Fast alle Trachtbienen waren dabei zum Restvolk zurückgekehrt.

Daß auch die Anzahl der flugfähigen Bienen in Schwarm und Restvolk gleich ist, erwiesen die Auszählungen der markierten Bienen. Bei über 2 000 gezählten Tieren ergab sich nur eine Differenz von 66 Bienen, die das Restvolk mehr enthielt, und die mögen wohl auf das Konto der zurückgeflogenen Altbienen gehen. Zu einem ähnlichen Ergebnis kam SENDLER (1940). Er stellte in 3 Versuchen fest, daß die Gewichte von Schwarm und Restvolk stets fast gleich waren.

Im Zusammenhang mit anderen Untersuchungen, die noch nicht abgeschlossen sind und auf die ich auch nicht weiter eingehen werde, interessierte mich ferner die Frage : Handelt es sich bei den ausziehenden, bzw. zurückbleibenden Bienen um schon vorher bestimmte Individuen? Die Versuche lassen bereits erkennen, daß das offenbar nicht der Fall ist.

II. — Die ausgezogenen Schwarmbienen wirbeln als Schwarmwolke durch die Luft und sammeln sich dann zur Schwarmtraube. Die sich sammelnden Bienen hängen zunächst in dicken Ketten und allmählich bildet sich eine geschlossene Traube daraus. Von diesem Zeitpunkt an — das kann etwa eine $\frac{3}{4}$ Stunde nach Schwarmauszug sein — wird die Traube bereits gegen Angreifer verteidigt.

Es sind nur wenig Aufgaben, die die Bienen der nur kurze Zeit im Freien hängenden Schwarmtraube zu erfüllen haben, und auch völlig andere Aufgaben, als den Bienen im normalen Volk obliegen : 1. Eine geeignete Behausung muß gesucht werden, das ist Aufgabe der Spurbienen. — 2. Schutz der frei hängenden Traube gegen Feinde und gegen mechanische und Witterungseinflüsse.

Entsprechend diesen Aufgaben ist solch eine Schwarmtraube beschaffen. Wie ich eingangs bereits sagte, ist sie ein strukturiertes und wohl organisiertes Gebilde. Innen ist sie auffallend locker, während sie nach außen von einer dichten schützenden Bienenhülle umgeben ist. Pl. I, Abb. 4 gibt einen Blick in das Innere einer Schwarmtraube. Es besteht aus luftig miteinander verwobenen, vielfach verzweigten Bienenketten, zwischen den Ketten liegen deutlich sichtbar größere Hohlräume. Auf den Ketten verkehren Bienen in allen Richtungen. Es ist ein sehr bewegtes Bild, hier spielt sich das „eigentliche“ Leben der Schwarmbienen ab, vergleichbar dem Treiben in einem Bienenstock. Die Schwarmhülle ist mit den Ketten im Inneren an mehreren Stellen verbunden. Sie stellt eine elastische Wand um die Traube dar, etwa von der Stärke dreier Bienendurchmesser. Im oberen Bereich der Traube ist die Hülle dicker.

Wenn man einen Stab benutzt, kann man leicht unter die Hülle greifen und sie wie eine Gardine etwas lüften. Andererseits kann man sie auch von außen mit der Hand eindellen, ohne sie dabei zu zerreißen. Wer viel mit

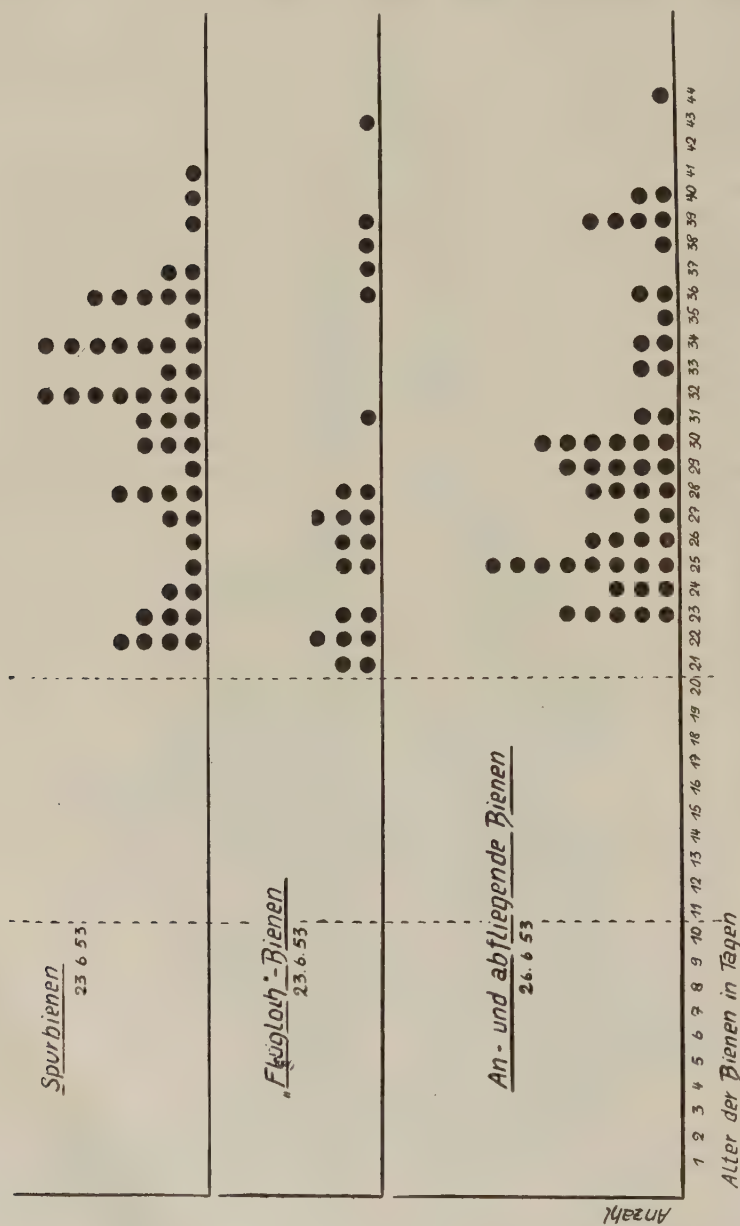


Abb. 2 a—c. — Das Alter der Flugbienen der Schwarmtraube. Wie auch auf den folgenden Abb. 13, 14 und 15 bedeutet jeder Punkt eine Biene.

Trauben umgegangen ist, wird ähnliches schon beobachtet haben. Die Hüllbienen sind fest miteinander verkrallt und sie hängen meist mit dem Kopf nach oben gerichtet (Pl. I, Abb. 3). Die Hülle verleiht der Traube

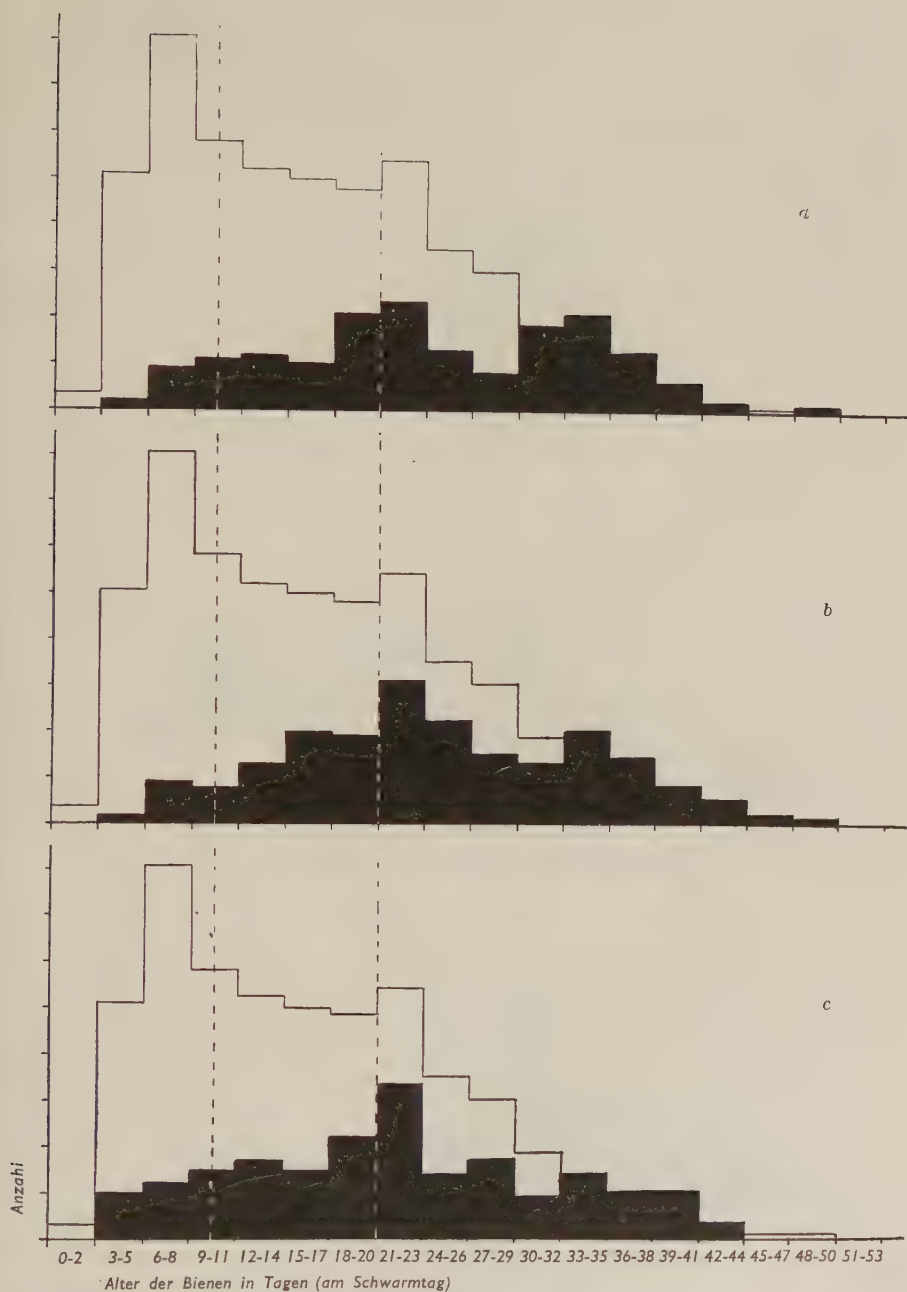


Abb. 3 a—f. — Das Alter der Hüllbienen zu den verschiedenen Zeitpunkten nach dem Sammeln des Schwarmes. ■ Hüllbienen; □ Schwarmbienen.

— 3 a, 23. 6. (Schwarmtag) 11⁰⁰—11²⁰ Uhr (= 1 Stunde nach Schwarmauszug, die Traube hat sich gerade gesammelt) (270 Hüllbienen); 3 b, 23. 6., 11³⁰—13⁰⁰ Uhr (462 Hüllbienen). 3 c, 23-6., 14⁴⁵—16³⁵ Uhr (312 Hüllbienen).

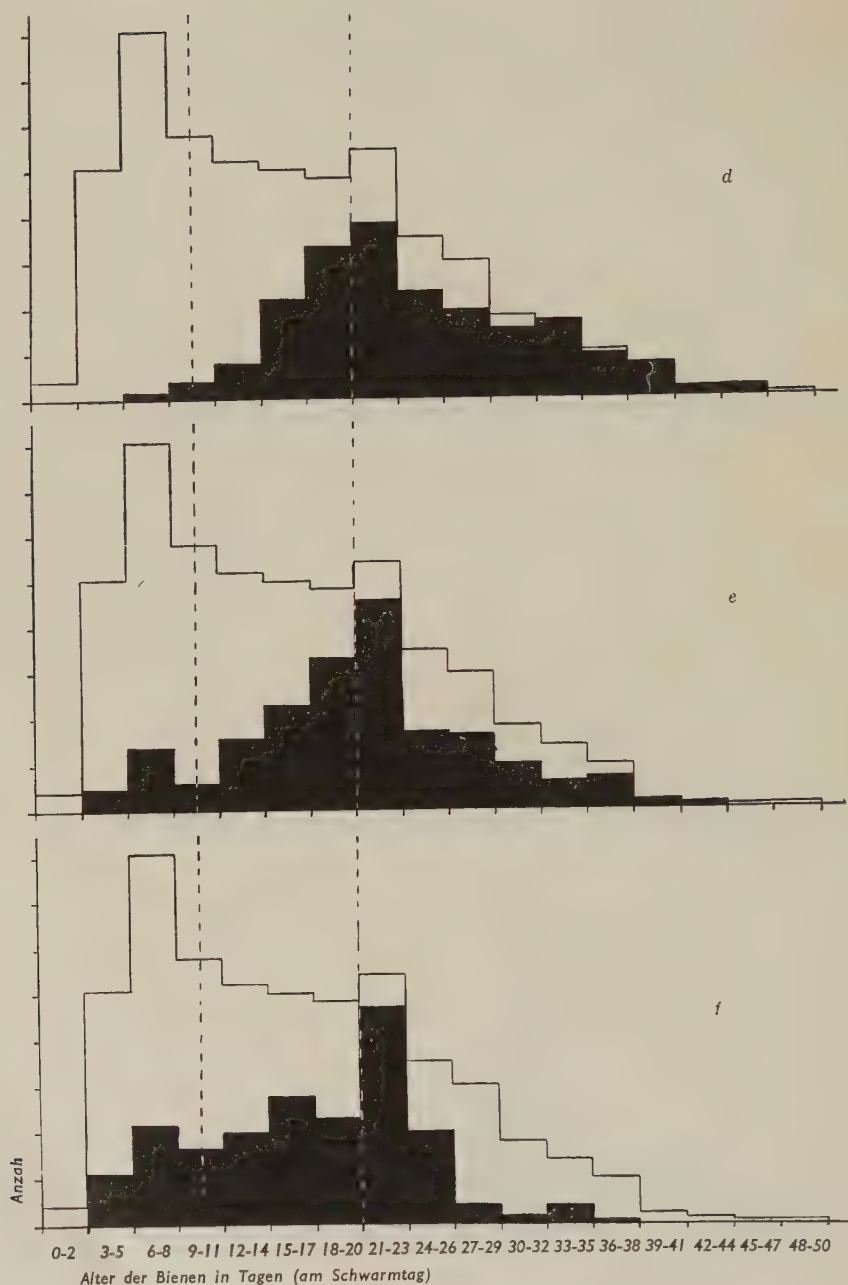


Abb. 3. — 3 d, 24. 6 (266 Hüllbienen) ; 3 e, 26. 6 (20) Hüllbienen) ; 3 f, 27. 6 (207 Hüllbienen).

einen ausgezeichneten Schutz gegen äußere Einwirkungen und gibt hier zusammen mit der lockeren Struktur des Traubeninneren die notwendige mechanische Festigkeit. An einer Stelle jedoch ist die Hülle offen und

bewegt. Ich bezeichne diese Stelle als das „Flugloch“, denn hier ist der Hauptverkehrspunkt der an- und abfliegenden Bienen. Das „Flugloch“ ist stets leicht zu erkennen und bereits 1—2 Stunden nach Festsetzen des Schwarmes deutlich ausgebildet. Daß das „Flugloch“ eine charakteristische Lage hat, möchte ich nach meinen bisherigen Beobachtungen noch nicht behaupten. Die Tänze der Spurbienen werden auf der ganzen Oberfläche der Traube ausgeführt.

Die Struktur der Schwarmtraube wird — wie beschrieben — den Aufgaben der Schwarmbienen gerecht. Entsprechend findet eine Arbeitsaufteilung unter den Schwarmbienen statt, eine Arbeitsteilung, die

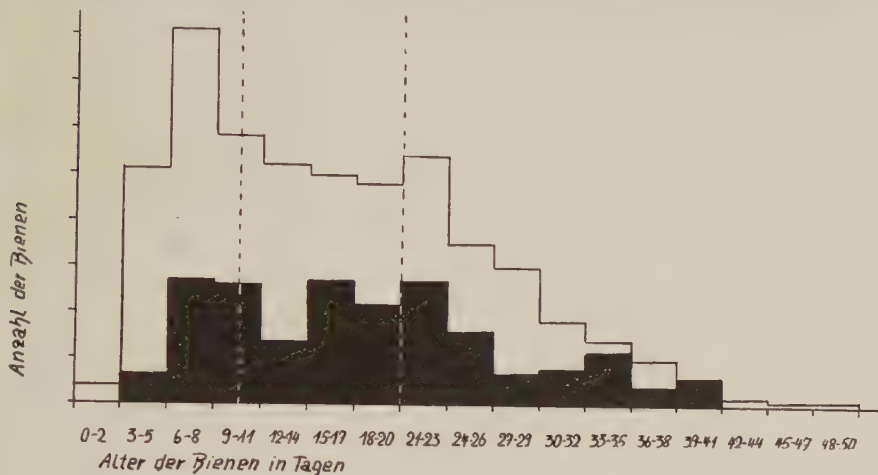
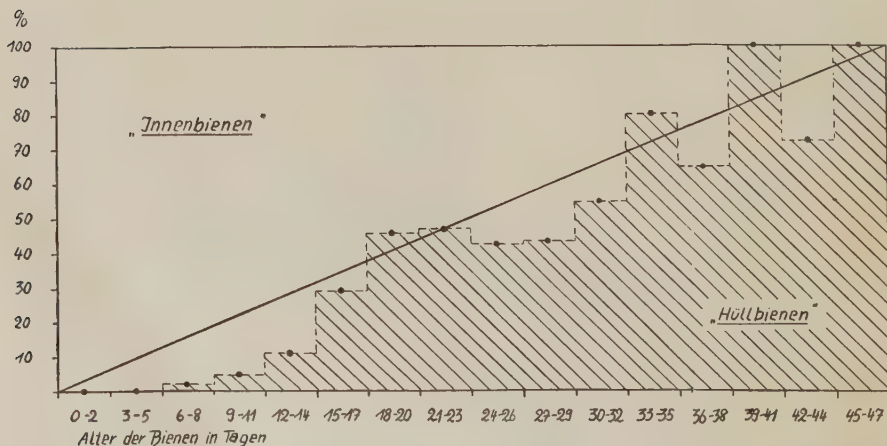
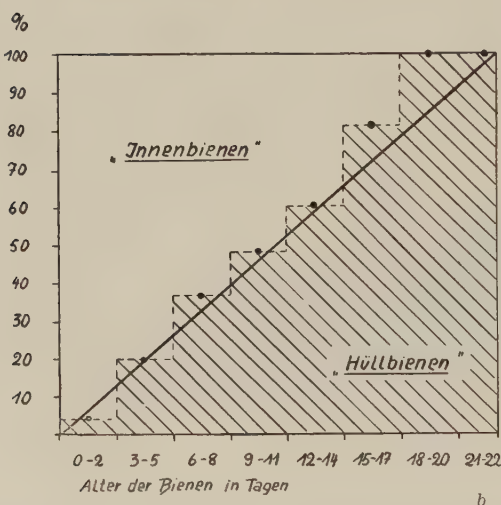
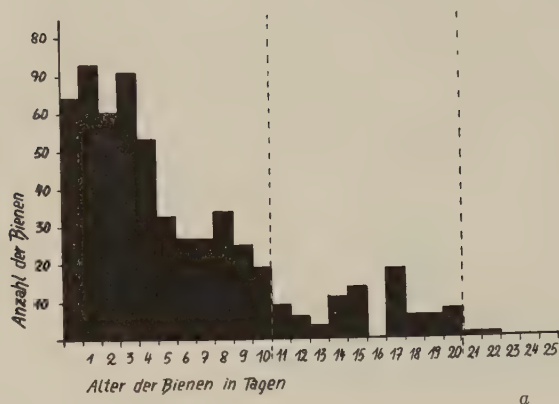


Abb. 4. — Alter der Hüllbienen-Unterschicht (154 Tiere) am 23. 6. 1953 (Schwarmtag).

■ Hüllbienen-Unterschicht;
□ Schwarmbienen.

— wie im Normalvolk — ebenfalls dem Alter der Bienen nach gestaffelt ist. Alle tanzenden Bienen, die zur Beobachtung gelangten und die auch ich als Spurbienen (vergl. LINDAUER, 1951) angesehen habe, waren älter als 21 Tage (Abb. 2a). Entsprechendes gilt für die Arbeiterinnen, die sich im Bereich des vorhin beschriebenen Flugloches aufhielten (Abb. 2b) und ebenso auch für alle an- und abfliegenden Bienen, die jedoch nicht beim Tanzen gesehen wurden (Abb. 2c). Sicher handelt es sich auch in den beiden letzten Fällen (Abb. 2b und c) um Spurbienen.

Die außen sitzenden Hüllbienen werden ebenfalls von den älteren Bienen der Schwarmtraube gestellt, doch umfassen sie — entsprechend ihrer größeren Anzahl — eine breitere Altersgruppe als die Spurbienen. Die relativ meisten Hüllbienen waren 18—26 Tage alt. Auf Abb. 3a—f ist das Alter der beobachteten Hüllbienen für die verschiedenen Zeitpunkte nach dem Festsetzen der Schwarmtraube angegeben, im Vergleich dazu das Alter der Schwarmbienen. Dreierlei geht daraus hervor: 1. Die Altersgruppe der Hüllbienen differenziert sich mit der Zeit nach dem Sammeln



des Schwarmes immer mehr heraus. Sie ist jedoch vom ersten Augenblick des Bestehens der Schwarmtraube an schon deutlich (Abb. 3 a). — 2. Im Laufe der Zeit verfliegt sich ein Teil der Altbienen, sie fehlen dann in der Schwarmhülle. Jüngere Arbeiterinnen treten an ihre Stelle (Abb. 3d-f). — 3. Unverändert bleibt der Gipfel der Hüllbienenkurve: 21.—23. Tag (Abb. 3a-f).

An der Bildung der unteren (= inneren) Schichten der Schwarmhülle — etwa 1 cm tief — sind bereits wesentlich mehr jüngere Bienen beteiligt (Abb. 4). Im Traubeninnern befinden sich

Abb. 5 a—b. — Kunstschwarm 9. 7. 1954 (567 markierte Bienen); 5 a, Alter der Bienen im Schwarm; 5 b, Prozentsatz der „Hüllbienen“ im Schwarm.

Abb. 5 c. — Naturschwarm 23. 6. 1953 (1 022 markierte Bienen) Prozentsatz der „Hüllbienen“ im Schwarm.

dann fast nur noch Stockbienen, bis zum Alter von 18 Tagen etwa.

Bei der Arbeitsteilung zwischen Hüllbienen und Innenbienen handelt es sich um ein festes Prinzip. Es wird auch dann eingehalten, wenn die Alterszusammensetzung des Schwarmes gestört ist, wenn er fast keine Bienen des eigentlichen „Hüllbienen-Alters“ enthält: Ein Kunstschwarm von normaler Stärke wurde durch Abfegen der Brutwaben eines Volkes gebildet, in dem sich markierte Bienen aller Altersstadien befanden. Die Alterszusammensetzung dieses Schwarmes ist auf Abb. 5a dargestellt. Er enthielt vorwiegend Jungbienen bis zum Alter von 10 Tagen, einige ältere Tiere aber praktisch keine Bienen des Trachtalters. Die Schwarmtraube wurde 5 Tage lang beobachtet und das Alter der Hüllbienen festgestellt. Auf Abb. 5b ist dargestellt welchen Prozentsatz die Hüllbienen innerhalb der einzelnen Altersklassen unter den Schwarmbienen ausmachten. Die Werte liegen auf der Diagonalen. Das Gleiche ist durchgeführt auf Abb. 5c für die Hüllbienen des vorhin beschriebenen Naturschwarmes, der ja Arbeiterinnen bis zum Alter von 48 Tagen enthielt. Die Werte liegen ebenfalls auf der Diagonalen, also entsprechende Verhältnisse auch für die Kunstschwarmtraube aus nur jungen Bienen.

Die Schwarmhülle gibt im Gegensatz zum Traubeninnern ein sehr ruhiges Bild und man merkt kaum, daß die Hüllbienen in ständiger Umgruppierung begriffen sind. Ich habe mich davon zunächst auf einfachste Weise überzeugt, indem ich eine Schwarmtraube ringsherum mit Mehl bestäubt habe. Bereits nach 2—3 Minuten waren deutlich weniger „Mehlbienen“ auf der Oberfläche der Traube zu sehen und 10 Minuten später waren über die Hälfte der Hüllbienen unbestäubte Tiere, die Traube wurde zusehens wieder dunkler, ohne jedoch dabei einen unruhigen Eindruck zu machen. Um Näheres über den Hüllbienenwechsel zu erfahren, habe ich über 4 Tage lang in gewissen Zeitabständen die Nummern (= Tages- und Individualnummern) sämtlicher oberen Hüllbienen notiert und dann untereinander verglichen. Ich kam so zu dem Ergebnis, daß in der Regel innerhalb von 10 Minuten $\frac{2}{3}$ der äußeren Hüllbienen ausgetauscht sind. Die gleichen Bienen erscheinen jedoch immer wieder — auch noch

	(7)	(13)	(10)	(11)
131/232				×
125/312				×
115/22				×
114/142				×
105/252			×	
104/253			×	
104/154			×	
52/324			×	
34/31				×
135/3			×	
132/3			×	
122/213			×	
115/224			×	×
105/144			×	
133/311		×	×	
132/324		×		
132/124		×		
132/43		×		
131/54		×		
122/255		×		
121/140		×		
114/52			×	
112/432		×	×	
105/133		×	×	
105/5		×		
131/102	×			
131/34	×			
122/223	×			
112/435	×			
112/332	×	×	×	×
112/234	×			
104/415	×	×		

Nummern
der Bienen :

16¹⁵ Uhr
20 — — —
25 — — —
35 — — —

Abb. 6. — Hüllbienenwechsel auf einer 25 cm² großen Fläche auf der Schwarmtraube innerhalb von 20 Minuten (23. 6. 1953).

nach 5 Tagen (so lange hing diese Schwarmtraube) — auf der Hülle. Beobachtet man 20 Minuten lang sämtliche markierten Bienen auf einer 25 cm² großen Fläche der Hülle, so kann man zu einem Ergebnis kommen, wie es auf Abb. 6 dargestellt ist. Alle 5 bzw. 10 Minuten wurden die Nummern der Hüllbienen dieser Fläche notiert.

Die eben geschilderte Struktur der frei hängenden Schwarmtraube und die Arbeitsteilung unter den Schwarmbienen läßt einen interessanten Vergleich zu mit den Verhältnissen bei der indischen Riesenbiene *Apis dorsata* F. *Apis dorsata* bezieht nie eine Höhle oder andere geschlossene Behausung, sondern ist ständig freilebend. Es fallen der Volkstraube der *Apis dorsata* also in noch stärkerem Maße Schutzaufgaben zu wie den Schwarmbienen der *mellifica*-Traube. Besonders gut untersucht ist ihre Lebensweise von ROEPKE (1930). Die *dorsata*-Bienen bauen nur eine große Wabe. Direkt auf der Wabe spielt sich das Bienenleben ab wie in unseren *mellifica*-Völkern. Geschützt ist die Wabe gegen äußere Einwirkungen — genau wie auch die im Freien hängende *mellifica*-Schwarmtraube — durch eine dichte Bienenhülle, die wie eine lose Gardine darüber hängt (Pl. I, Abb. 5).

Die Bienen der Hülle sind noch straffer ausgerichtet als die Hüllbienen der *mellifica*-Traube. Sie sitzen durchweg mit dem Kopf nach oben gerichtet, dachziegelartig. Sie sind fest untereinander verkrallt. ROEPKE bezeichnet die Bienen der Hülle als „Schutzbienen“. Eine Stelle nur — mehr im unteren Bereich der Hülle — ist ungeordneter und bewegter. Hier halten sich, vergleichbar dem Flugloch der *mellifica*-Schwarmtraube, die Flugbienen auf. ROEPKE sagt weiter etwas über die Arbeitsteilung unter den Bienen des *dorsata*-Volkes aus. Er erkannte das relative Alter der Tiere an ihrer verschiedenen Ausfärbung. Die ganz jungen Bienen sind noch sehr hell, sie sitzen direkt auf der Wabe. Die dunklen alten Bienen sind die Flugbienen. Die Schutzbienen der Hülle gehören den dazwischen liegenden Altersstadien an.

Ein Vergleich der Arbeitsteilung der *dorsata*- und der *mellifica*-Bienen :

	<i>Apis dorsata</i> nach Roepke	<i>Apis mellifica</i> Normalvolk nach Rösch	<i>Apis mellifica</i> Schwarmtraube
Jungbiene	auf der Wabe	Stockbiene (— ca. 21. Tag)	„Innenbiene“ (— ca. 18. Tag)
	Schutzbienne		„Hüllbiene“ (Schutz) (ca. 18.—26. Tag)
Altbienne	Trachtbiene	Trachtbiene (ab 21. Tag)	Spurbienne (ab 21. Tag)

LÉGENDES

Abb. 1. — Schwarmtraube mit eingekäfigter Königin im Freien aufgehängt.

Abb. 2. — Schwarmtraube mit eingekäfigter Königin im Bienenhaus am offenen Fenster aufgehängt.

Abb. 3. — Ein Blick auf die Hülle einer Schwarmtraube. Die weitaus meisten Bienen sitzen mit dem Kopf nach oben gerichtet. Sie sind fest miteinander verkrallt.

Abb. 4. — Ein Blick in das Innere einer Schwarmtraube. Man sieht von links oben zur Mitte unten eine Bienenkette und rechts davon parallel eine zweite. Zwischen den Ketten befinden sich mehr oder weniger große Hohlräume. Unten sind beide Ketten miteinander verbunden.

Abb. 5. — Ein *Apis dorsata*-Volk. (Phot. Roepke, 1930.)

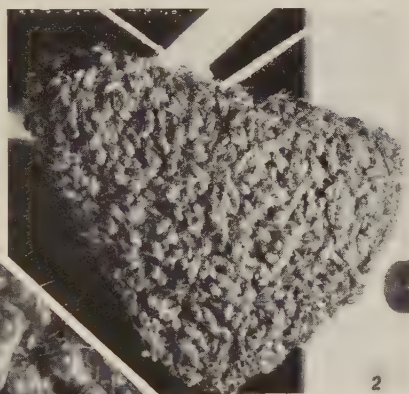


PLANCHE I.

Wenn man von der Struktur der *mellifica*-Schwarmtraube spricht, so muß man unwillkürlich auch an die Wintertraube der *mellifica*-Bienen denken. Auch eine Zusammenballung von Bienen, auch ein Schutzzustand; allerdings nun hier mit der Hauptaufgabe: Wärmeschutz! Die anderen Schutzaufgaben treten, da die Wintertraube ja in ihrer geschlossenen Behausung sitzt, zurück. Auch diese Wärmeschutzaufgabe wird wiederum durch ein ähnliches Strukturprinzip gelöst, wie wir es bereits für die Schwarmtraube und das *dorsata*-Volk kennen gelernt haben: Eine dichte Hülle von Bienen umschließt ein lockeres Inneres. Man spricht hier von Rand- oder Hautbienen und Innenbienen (vergl. ARMBRUSTER, 1923, und HIMMER, 1926). Die Randbienen sitzen mit dem Kopf zum Traubeninneren gerichtet und sollen (ZANDER, 1947) ebenfalls von den älteren Bienen des Volkes gestellt werden, während die jüngeren Tiere Innen sitzen.

III. — Ein Bienenschwarm, der sich in seiner neuen Behausung einrichtet, muß in kürzester Zeit einen vollständigen Wabenbau errichten, außerdem hat er bald — mit dem Einsetzen des Brutpflegegeschäftes — alle Aufgaben zu erfüllen, die auch einem normalen Bienenvolk obliegen. Das Volk besteht jedoch bald nur aus überalterten Arbeiterinnen, und zwar so lange bis — gemäß der Entwicklungszeit einer Biene vom Ei bis zur Imago, nach 21 Tagen — die ersten Jungbienen schlüpfen. Wie werden die Bienen der Bauaufgabe gerecht und in welcher Weise findet eine Arbeitsteilung unter den überalterten Arbeiterinnen statt?

Ich habe die Schwarmbienen auf den Entwicklungszustand ihrer Wachsdrüsen hin untersucht, und zwar zu verschiedenen Zeiten nach Auszug des Schwarmes und getrennt innerhalb der einzelnen Altersstufen. Die Höhe der Wachsdrüsen gibt ein Maß für ihre Sekretionsfähigkeit. Untersucht wurden die Bienen einer 3 Tage alten Schwarmtraube, die im Freien hing (85 Tiere), der gleiche Schwarm, nachdem er 2 Tage im Beobachtungsstock eingeschlagen war am 29. 6. (55 Tiere) und weitere 5 Tage später am 4. 7. (40 Tiere). Das Ergebnis dieser Untersuchungen ist in Tabelle 1 dargestellt (1). Die Bienen der hängenden Schwarmtraube hatten nur eine durchschnittliche Wachsdrüsenhöhe von 25 μ (Einzelwerte vergl. Tabelle). Weit über die Hälfte dieser Tiere trug jedoch starke Wachsschuppen bei sich. Gebaut wurde in der im Freien hängenden Schwarmtraube nur in ganz geringem Maße, die ersten deutlichen Wachstüpfchen waren aber bereits 1/2 Stunde nach Festsetzen der Traube an der Ansatzstelle (Baumast) zu sehen. Sobald der Schwarm seine neue Behausung bezogen hat, setzt eine sehr lebhafte Bautätigkeit ein. Die mitgebrachten Wachsschüppchen werden sofort verbaut, und auch große Mengen verlorener Schüppchen bedecken den Stockboden. Die untersuchten Tiere trugen kaum mehr Wachsschuppen bei sich. Die Wachsdrüsen sind jedoch nicht wesentlich erhöht: im Durchschnitt 30 μ Höhe. 5 Tage später dann haben sich die Wachsdrüsen fast aller Schwarmbienen

(1) Die Ergebnisse der entsprechenden Untersuchungen für das Restvolk liegen zur Zeit dieser Niederschrift noch nicht vor.

zu einer enormen Höhe entwickelt. Der allgemeine Durchschnitt liegt bei 70μ , das ist höher als die meisten Maximalwerte der vorhergegangenen Tage.

Rösch hat im Jahre 1927 zu einem gleichen Zeitpunkt — nämlich am 2. Juli — die Wachsdrüsen der Bienen einer Bautraube eines normalen Volkes untersucht. Auf Abb. 7 habe ich seine Ergebnisse für die Bienen der Bautraube verglichen mit meinen Ergebnissen für die Bienen des

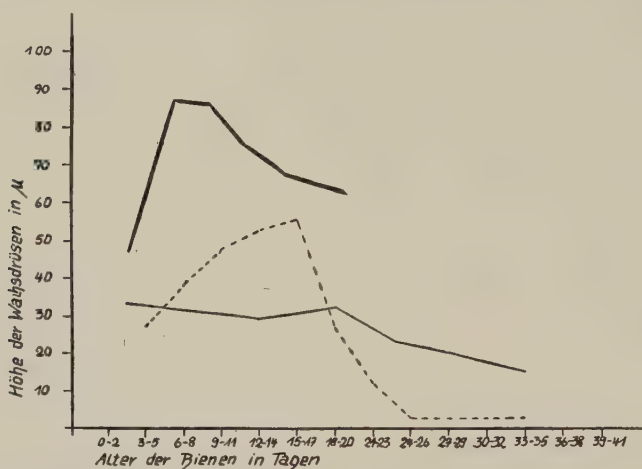


Abb. 7. — Vergleich des Entwicklungszustandes der Wachsdrüsen bei den Schwarmbienen mit den von Rösch untersuchten Bienen einer Bautraube.

- = Schwarm vom 23. 6. 53, Schwarmtraube am 26. 6. (Alter am Schwarmtag).
- - - = Schwarm vom 23. 6. 53, eingeschlagener Schwarm am 4. 7. (Alter am Schwarmtag).
- = Normalvolk, Bautraube am 2. 7. 26 nach Rösch (1927).

im Freien hängenden Schwarmes und des gleichen Schwarmes, nachdem er 7 Tage im Beobachtungsstock eingeschlagen war. Die weitaus höchsten Wachsdrüsen haben die Bienen des eingeschlagenen Schwarmes.

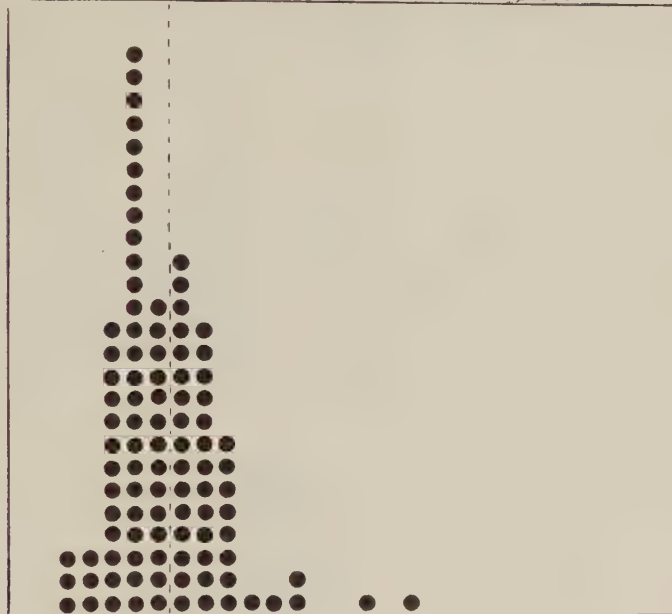
Um etwas über die Arbeitsteilung unter den überalterten Bienen des eingeschlagenen Schwarmes zu erfahren, wurden die Beobachtungen auf die 3 wichtigsten Tätigkeiten der Bienen beschränkt: Brutpflege, Bauen und Trachtflüge. Es hat sich eindeutig erwiesen, daß auch hier unter den alten Schwarmbienen — ganz entsprechend wie im Normalvolk — die Verteilung der Arbeiten dem Alter der Bienen nach erfolgt: Die jeweils jüngsten Tiere des Volkes verrichten die Stockarbeiten, während die älteren Arbeiterinnen auf Tracht fliegen (Das sind im wesentlichen die Bienen, die zur Zeit der frei hängenden Schwarmtraube die Hülle darum bildeten). Abb. 8 gibt einen Überblick über die Arbeitsteilung unter den Schwarmbienen zu einem Zeitpunkt, zu dem die jüngsten Tiere des Volkes bereits 16 Tage alt waren. Offene Brut aller Entwicklungsstadien war im Volk vorhanden. Die Brutpflege- und Bauarbeiten wurden im wesentlichen von den 16—24 Tage alten Tieren verrichtet. Die Bienen, die älter als 24 Tage waren, flogen auf Tracht. 9 Tage später (Abb. 9) sind die jüngsten Arbeiterinnen des Volkes 25 Tage alt, Jungbienen sind

Trachtbienen

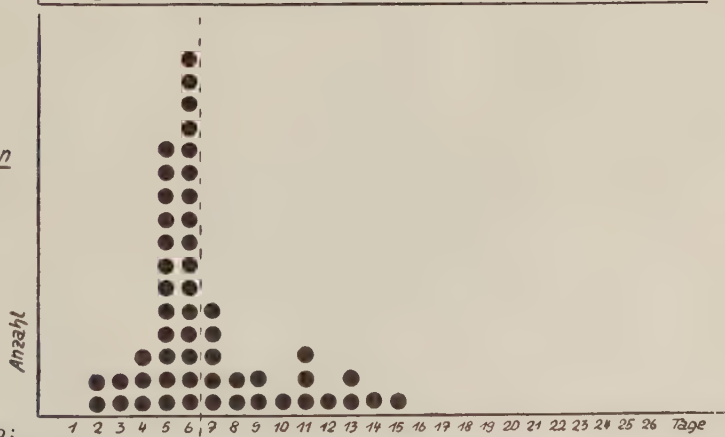
6.7. - 8.7.53

Baubienen

6.7. - 8.7.53

Brutpflegebienen

6.7. - 8.7.53

Alter der Bienen
am Schwarmtag:

am Beobachtungstag: 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 Tage

Abb. 8. — Arbeitsteilung im eingeschlagenen Schwarm, die jüngsten Bienen des Volkes sind 16 Tage alt.

noch nicht geschlüpft. Das Volk besteht also nur aus Bienen des Trachtalters. Die Brutpflege- und Bauarbeiten obliegen wiederum den relativ jüngsten Tieren, die meisten von ihnen sind 25—34 Tage alt. Die Tracht-

bienen sind im allgemeinen älter. Allerdings ist jetzt mit zunehmendem Alter und Absterben der ältesten Schwarmbienen die Altersdifferenz und damit die Möglichkeit zum Unterscheiden altersmäßig verschiedener Arbeitsgruppen geringer geworden. Mit dem Erscheinen der ersten Jungbienen im Volk, treten diese sogleich in die Arbeitskette ein, und das Leben im Stock normalisiert sich allmählich.

Vor einer ähnlichen Situation, wie der sich neu einrichtende Schwarm

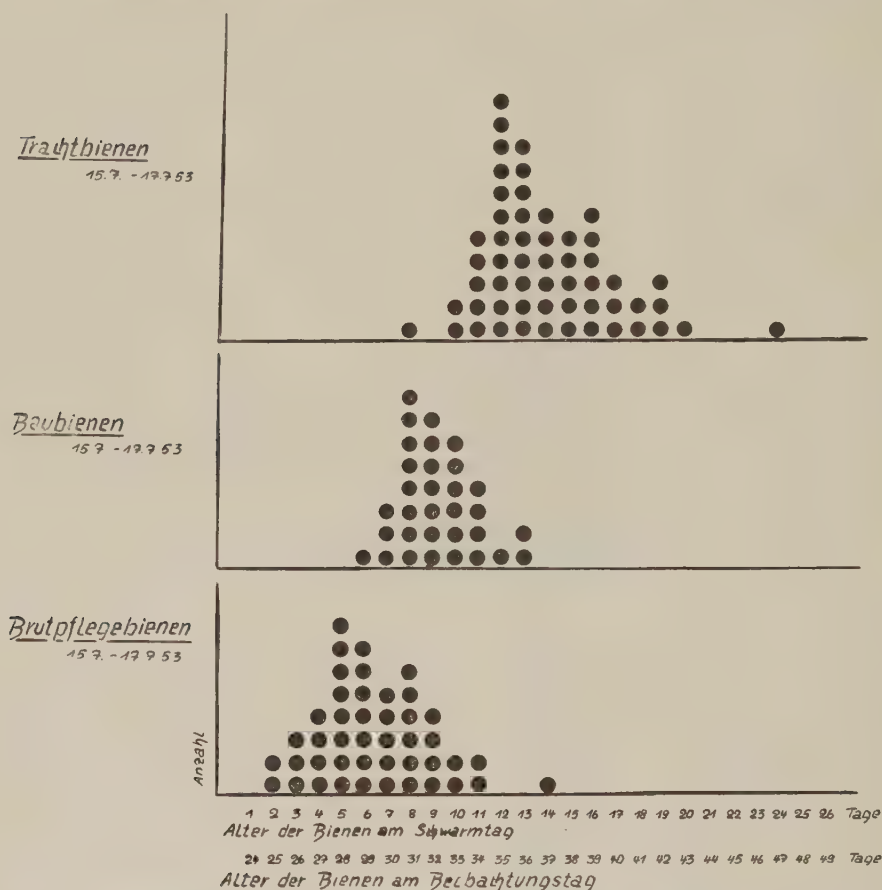


Abb. 9. — Arbeitsteilung im eingeschlagenen Schwarm, die jüngsten Bienen des Volkes sind bereits 25 Tage alt. Jungbienen sind noch nicht geschlüpft.

— d. h. alle Arbeiten müssen verrichtet werden, aber nur überalterte Bienen stehen zur Verfügung — befindet sich das überwinterte Bienenvolk im Frühjahr, wenn die Königin wieder mit der Eiablage begonnen hat und sich die erste Brut im Volk entwickelt. Auch hier wird diese Aufgabe in gleicher Weise gelöst wie bei den Schwarmbienen: Die ältesten Bienen fliegen auf Tracht und die relativ jüngsten Tiere, d. h. die Arbeiterinnen, die im Herbst keine Gelegenheit mehr hatten zum Ausüben der Brut-

pflegetätigkeiten, verrichten die Hausarbeiten. Im Frühjahr 1954 konnte ich ein Bienenvolk auswintern, in dem sich markierte Arbeiterinnen aller vorhandenen Altersstadien befanden. Die letzten Bienen waren am 3. Oktober 1953 im Volk geschlüpft. Mitte März 1954 fand der Reinigungsflug statt und das Brutgeschäft wurde aufgenommen. Am 30. 3. — einem warmen, sehr guten Flugtag — stellte ich Untersuchungen an über das



Abb. 10. — Arbeitsteilung im überwinternten Bienenvolk im Frühjahr, das Alter der Trachtbienen am 31. 3. 1954. Es ist Brut aller Entwicklungsstadien im Volk vorhanden, aber noch keine Jungbienen.

Alter der Trachtbienen. Zu diesem Zeitpunkt war im Volk Brut aller Entwicklungsstadien vorhanden, aber noch keine Jungbienen waren geschlüpft. Das Ergebnis meiner Untersuchungen habe ich auf Abb. 10 dargestellt: Die ältesten Bienen des Volkes unternahmen die Trachtflüge, die relativ jüngsten Bienen arbeiteten im Stock.

ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE:

I. Die Teilung eines Bienenvolkes beim Schwarmakt erfolgt annähernd gleichmäßig und zwar sowohl in Bezug auf die Anzahl der Bienen als auch die Verteilung der einzelnen Altersgruppen auf Schwarm und Restvolk. Die flugunfähigen Jungbienen fehlen im Schwarm.

II. a. Die Schwarmtraube ist ein wohl organisiertes und strukturiertes Gebilde. Innen ist sie auffallend locker, nach außen wird sie von einer dichten Bienenhülle umschlossen. An einer Stelle, dem « Flugloch », ist die Hülle offen.

b. Entsprechend der Struktur der Schwarmtraube und den Aufgaben der Schwarmbienen findet eine Arbeitsteilung unter den Bienen der Traube statt. Diese Arbeitsteilung ist dem Alter der Bienen nach gestaffelt: Die Innenbienen sind zumeist bis 18 Tage alt, die „Hüllbienen“ 18-26 Tage und die Spurbienen älter als 21 Tage.

c. Die Struktur der Schwarmtraube und die Arbeitsteilung unter den Schwarmbienen ist vergleichbar den Verhältnissen bei der überwinternden *Apis mellifica*, aber auch denen der ständig im Freien lebenden indischen *Apis dorsata*.

III. *a.* Die Wachsdrüsen der Schwarmbienen sind zunächst (Schwarmtraube und 2 Tage eingeschlagener Schwarm) normal entwickelt mit einer durchschnittlichen Höhe von 25 μ bzw. 30 μ , wachsen dann aber (7 Tage eingeschlagener Schwarm) zu einer enormen Höhe heran: Gesamtdurchschnitt 70 μ Höhe.

b. Die Arbeitsteilung unter den überalterten Bienen des eingeschlagenen Schwarmes bis zum Auftreten der ersten Jungbienen ist ebenfalls dem Alter der Bienen nach gestaffelt: Die ältesten Arbeiterinnen fliegen auf Tracht, während die relativ jüngsten Tiere die Hausarbeiten verrichten. Ganz entsprechend ist auch die Arbeitsteilung im überwinterten Bienenvolk bis zum Auftreten der ersten Jungbienen im Frühjahr.

LITERATUR :

1923. ARMBRUSTER (L.). — *Der Wärmehaushalt im Bienenvolk* (Berlin, Pfennigstorff).
 — 1937. Die Imkereibetriebslehre der Erzeugung (*Arch. Bienenk.*, **18** [3/4], 137-256).
 1940. BUTLER (C. G.). — The ages of the bees in a swarm (*Bee World*, **21**, 9-10).
 1926. HIMMER (A.). — Der sociale Wärmehaushalt der Honigbiene. I. Die Wärme im nichtbrütenden Wintervolk (*Erlanger Jb. Bienenk.*, **4**, 1-51).
 1951. LINDAUER (M.). — Bientänze in der Schwarmtraube (*Naturwissenschaften*, **38**, 509-513). — 1952. Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat (*Z. vergl. Physiol.*, **34**, 299-345). — 1953. Bientänze in der Schwarmtraube (II) (*Naturwissenschaften*, **40** [14], 379-385).
 1930. ROEPKE (W.). — Beobachtungen an indischen Honigbienen insbesondere an *Apis dorsata* F. (*Meded. Landbouwhoogeschool Wageningen*, **34** [6], 1-28).
 1925. RÖSCH (G. A.). — Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. 1. Die Tätigkeiten im normalen Bienenstaate und ihre Beziehungen zum Alter der Arbeitsbienen (*Z. vergl. Physiol.*, **2**, 571-631). — 1927. Über die Bautätigkeit im Bienenvolk und das Alter der Baubienen. Weiterer Beitrag zur Frage nach der Arbeitsteilung im Bienenstaat (*Z. vergl. Physiol.*, **6**, 265-298). — 1930. Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. 2. Die Tätigkeiten der Arbeiterinnen unter experimentell veränderten Bedingungen (*Z. vergl. Physiol.*, **12**, 1-71).
 1937. ULRICH (W.). — Biologie der Honigbiene in vergleichender Betrachtung (*Der Biologe*, **8**, 248-256).
 1947. ZANDER (E.). — *Handbuch der Bienenkunde*. IV. Das Leben der Biene, 4. Aufl. (Stuttgart, Eugen Ulmer Verlag).

Summary.

The paper deals with three questions:

1. What is the combination of the swarm and the rest of the bee-state as concerns age?
2. What can we regard at the "swarm-mass" hanging in the open? (Structure of the "mass"; distribution of work.)
3. What is the distribution of work in a swarm before the first young-bees appear?

There were mainly used 3 normal bee-states ("Cellar Magazinbeute", normal size), where numerous workers were marked individually and of known age. The swarm-mass of two of those bee-states were watched for several days. One of the swarms was taken [in and examined until the the first young-bees appeared. Aside from these I had (to 2.) more than 10 unmarked swarms at my disposal. My main interest question 2.

TABELLE I

DER ENTWICKLUNGZUSTAND DER WACHSDRÜSEN DES SCHWARMES Nr. 10.

ALTER D. BIENEN in Tagen.		HÖHE DER WACHSDRÜSEN IN μ .												Durch- schnitts- werte.	
Am Schwarm- tag.	Am Beob- achtungs- tag.	Einzelwerte.													
3 Tage alte Schwarmtraube am 26. 6. 53 (85 Tiere).															
31-	34-	3	3	6	8	12	15	18	33	44				15	
26-29	29-32	5	5	15	17	17	18	33	50					20	
22-25	25-28	8	14	15	17	17	18	29	29	30	32	35		23	
18-21	21-24	15	17	17	18	20	23	26	30	30	32	33	38	25	
10-17	13-20	12	15	17	17	18	21	23	25	25	30	32	32	29	
2-9	5-12	17	18	20	27	29	30	30	32	32	32	32	32	33	
2 Tage eingeschlagener Schwarm am 29. 6. 53 (55 Tiere).															
31-	37-	3	3	15	45									17	
22-29	28-35	2	3	3	5	9	11	15	17	18	35	39		14	
18-21	24-27	14	18	30	33	56	78							38	
14-17	20-23	5	11	15	20	20	42							19	
11-13	17-19	3	5	9	17	62	63							30	
8-10	14-16	9	45	47	60	65								27	
5-7	11-13	3	11	11	30	45	53	60	62	63	63			45	
2-4	8-10	21	33	33	38	45	63	69						40	
														43	
7 Tage eingeschlagener Schwarm am 4. 7. 53 (40 Tiere).															
18-21	29-32	3	3	75	90	98	105							62	
14-17	25-28	29	45	48	75	105	105							67	
11-13	22-24	38	60	75	80	92	102							75	
8-10	19-21	48	60	75	90	90	105	105	105					86	
5-7	16-18	60	75	75	77	78	105	105	105					87	
2-4	13-15	12	15	30	45	83	90							46	

Results :

1. The act of swarming means a nearly equal division of the bees, both as regards their number as well as with regard to the distribution of the different age-groups to swarm or to stay. Only the young-bees up to the age of 3 days are almost completely absent within the swarm. Some of them, indeed, set off with the swarm, but then hold back, lying exhausted on the soil around the bee-hive. A number of old-bees later return from the swarm to the old hive. From experiments which are not yet finished we may say that most likely the swarming and the remaining bees are not determined beforehand. The subsequent examination of swarm and remainder also gave a good picture of the combinations of ages in a summer bee-hive.

2. The "swarm-mass" is not an unarranged heap of bees, but a well organized and structured form: in the inner the mass is extraordinarily loose and is made of many connected bee-chains touching each other at various points, chains on which the bees come and go in all directions. On the outside the workers form a closed, dense cover, approximately as thick as 3 bee-cross-sections. This cover forms an elastic wall and is connected at several points with the chains inside. Only at one point, the so-called "swarming hole" is the cover open. This "swarming hole" is already clearly formed 1-2 hours after the swarm has settled and represents the main traffic point of the bees flying in and out. The described organisation of the "swarm-mass" reminds us of the structure of the dorsata-type sitting on its one and only honey-comb. The inner sphere of the "mass" is, at its greatest part, represented by the hive-bees (up to about 19 days old). The track-bees and those which are in the area of the "swarming hole" are mostly older than 21 days. The bees which sit outside and thus form the cover are also represented by the older bees of the swarm, yet they are — as concerns their larger number — of a broader age-group than the track-bees. Most of the cover-bees are 19-25 days old. Bees up to the age of 10 days are, although in the swarm and in the inner very numerous, take scarcely any part in the building of the cover, swarming bees however do so to a high degree. This distribution of work may already be found with the appearance of the "swarming hole" and, by and by, becomes more and more fixed. Between the bees of the swarm cover a constant change of position takes place, in the manner that generally every 10 minutes about $\frac{2}{3}$ of the outer cover-bees are exchanged. In an artificial "swarm-mass" with a different age-combination the respective conditions could be observed.

3. A swarm settling down in its new home, soon has to fulfill all the tasks of a normal bee-hive (care of the brood, building, and swarming were mainly observed). After some time, however, there are only over-aged workers, and this prevails until — at the earliest 21 days after the settling in the new lodgings — the first young-bees come out. Here also the distribution of work is fixed due to the age; the currently oldest bees are swarming out, while the youngest ones care for the brood and do the building. With increasing age and finally dying of the oldest swarm-bees the difference of age and with it the possibility of distinguishing the work-groups by means of their age steadily decreases. (The results of an examination of the wax-glands of the swarming bees are not yet complete at the time of this summary.) Similar is the distribution of work with a hibernated colony of bees until the appearance of the first young-bees appear in springtime.

Résumé.

La conférence traite successivement ces trois points :

1° Comment se présente, en rapport avec l'âge, la composition de l'essaim et du peuple restant ?

2° Que peut-on observer sur la grappe de l'essaim accrochée dans l'air ? (Structure de la grappe, division du travail.)

3° Comment se présente la division du travail dans un essaim constitué jusqu'à l'apparition des premières jeunes abeilles ?

Résultats :

1. L'essaimage amène une répartition à peu près égale des abeilles, aussi bien si l'on considère le nombre des abeilles que la répartition des groupes d'âges différents entre essaim et peuple restant. Il n'y a que les jeunes abeilles, âgées de trois jours au plus, qui ne sont pas encore totalement aptes au vol, qui manquent presque complètement dans l'essaim. Une partie de ces jeunes abeilles prennent pourtant leur envol avec l'essaim, mais, épuisées, elles s'affaissent non loin du peuple mère. Un certain nombre de vieilles abeilles quittent plus tard l'essaim pour regagner le peuple restant.

D'après des expériences encore en cours, il paraît très vraisemblable que les abeilles qui s'envolent avec l'essaim et celles qui restent ne sont pas déterminées à l'avance.

L'étude ultérieure de l'essaim et du peuple restant fournit également une bonne idée de la composition d'un peuple d'abeilles estival en ce qui concerne l'âge respectif des insectes.

2. La grappe de l'essaim n'est pas un amas sans ordre des abeilles, mais, au contraire, elle présente une structure bien organisée : à l'intérieur, la grappe est particulièrement lâche et constituée de chaînes d'abeilles ramifiées, se touchant en différents points et sur lesquelles des abeilles courent dans toutes les directions. A l'extérieur, les ouvrières forment une enveloppe dense et compacte dont l'épaisseur équivaut à peu près à la section de trois abeilles. Cette enveloppe constitue une paroi élastique en relation en plusieurs points avec les chaînes intérieures. Seulement en un point, cette enveloppe présente une ouverture, le « trou de vol ». Une ou deux heures après la formation de l'essaim, le « trou de vol » est déjà constitué ; il représente le point central de circulation des abeilles qui s'envolent et reviennent.

L'organisation de la grappe de l'essaim que nous venons de décrire rappelle la structure du peuple de *Apis dorsata*, établi sur son seul et unique rayon.

Le centre de la grappe est formé d'abord et surtout par des abeilles de la ruche (âge : jusqu'à 19 jours).

Les éclaireuses et les abeilles qui séjournent dans les environs du « trou de vol » ont généralement plus de 21 jours. Les abeilles qui constituent l'enveloppe extérieure appartiennent également aux abeilles les plus âgées de l'essaim, mais, étant donné leur grand nombre, elles présentent une variété d'âge plus grande que les éclaireuses ; la plupart des abeilles de l'enveloppe ont de 19 à 25 jours. Jusqu'à 10 jours, bien qu'on en trouve beaucoup dans l'essaim et surtout à l'intérieur, les abeilles ne participent pas à la constitution de l'enveloppe. Cette division du travail est antérieure à la formation du « trou de vol » et tend à s'accroître par la suite.

Les abeilles de l'enveloppe changent continuellement de place, au point qu'en l'espace de 10 minutes les deux tiers des abeilles extérieures se sont interchangeées.

Avec la grappe d'un essaim artificiel, présentant des âges différents dans la composition, on a pu constater l'analogie des résultats.

3° Un essaim qui s'établit dans sa nouvelle demeure doit bientôt remplir toutes les obligations qui s'imposent à un peuple normal d'abeilles. (On a observé essentiellement : les soins de la couvée, la construction, la sortie de l'essaim.) Après un certain temps, il n'est plus constitué que d'ouvrières vieilles, jusqu'à la métamorphose des jeunes abeilles qui a lieu : au plus tôt 21 jours après installation dans la nouvelle demeure.

On a pu voir qu'ici aussi la division des travaux est établie en rapport avec l'âge : les abeilles les plus âgées essaient, tandis que les insectes les plus jeunes s'occupent de la couvée et des travaux de construction. Avec l'avancement en âge et la disparition des abeilles les plus âgées, la différence d'âge s'amoindrit et la possibilité de différencier la variété des groupes de travail par rapport à l'âge des insectes s'affaiblit.

(Les résultats sur l'étude des glandes à cire des abeilles formant l'essaim ne sont pas encore connus au moment où j'écris ce rapport.)

La division du travail dans le peuple d'abeilles en état d'hibernation est analogue, jusqu'à l'apparition des premières jeunes abeilles au printemps.

DISCUSSION

Dr. LECOMTE. — Fr^l. Dr. Meyer a-t-elle remarqué la présence, autour du « trou de vol » de l'essaim, d'abeilles ayant un comportement de gardienne ? Cette charmante demoiselle m'a répondu.

Fr^l. MEYER. — Il n'y a pas d'agressivité dans les essaims.

Dr. LECOMTE. — Cela est certainement vrai pour les essaims nouvellement installés, mais les essaims ayant commencé à construire en plein air peuvent être très agressifs.

Fr^l. MEYER. — J'ai seulement étudié les essaims récemment installés.

THE MECHANISMS OF SEX-RATIO REGULATION IN THE (PARASITIC) HYMENOPTERA

by

S. E. FLANDERS

Fifteen years ago C. P. Clausen pointed out that the idea of the sex-ratio of any given species of parasitic Hymenoptera being even approximately a fixed figure is entirely untenable, that the sex-ratio of the parasite will vary (1) with the sex-ratios of the host ; (2) with successive generations upon the same or a different host generation ; (3) with different hosts ; (4) upon the same host and in the same season, but in different geographical regions, and (5) in successive years when the host population is increasing or decreasing rapidly.

Since the searching capacity of the parasite population is entirely dependent upon the female it is highly significant that the sex-ratios under field conditions are, with few exceptions, predominantly female. The power to regulate the production of females so that the proportion of females in the searching parasite populations increases as the host density decreases may enable many parasitic Hymenoptera to effectively control their hosts.

We will now consider the physiological and ecological mechanisms that may be concerned in the determination of the sex-ratio.

In the Hymenoptera the normal male is derived from a "haploid" egg and the normal female from a "diploid" egg. Diploidy of the egg is a response to certain environmental conditions. In species that are biparental in reproduction diploidy of the matured egg is initiated during its deposition, the sexuality of the egg being changed, by the addition of a sperm, from an inherent haploid (male) condition to a diploid (female) condition.

This basic physiological phenomenon, the haplo-diploid determination of sex, is exploited by an egg-fertilization equipment that is subject to environmental control. This equipment provides for (1) the storage in the female of the sperm received from the male, (2) the activation of the sperm and (3) its release at the proper time for the fertilization of the egg. This equipment consists of a spermatheca (sperm capsule, spermathecal gland, sperm duct, and associated musculature), connected with sensory receptors located in the oviduct. The spermatheca is functional only when it contains sperm. However, a spermatheca loaded with sperm can function

only when one or more of the sperm are activated. *This activation is effected only by environmental stimuli.*

The sperm received in the oviduct of the female at mating migrate through the sperm duct and accumulate in the sperm capsule. There they become inactivated by the slight acidity of the capsule fluids. This acidity undoubtedly results from the CO_2 produced by the sperm themselves. These sperm remain inactivated until the female senses a host suitable for the deposition of her eggs. The reactivation of the sperm is accomplished by the facultative response of the spermathecal gland to stimuli associated with the process of oviposition. The slightly alkaline glandular secretion thus produced activates the sperm located at the aperture of the sperm capsule. These sperm move out into the sperm duct. If the sperm are relatively small they may permeate the ducts of the gland and then flow with the glandular fluids into the sperm duct. When the stimulation of the spermathecal gland ceases the unused sperm may return to the sperm capsule and again become inactivated.

The discharge of activated sperm from the spermatheca coincides with either the ovulation of the egg or with the apposition of its micropyle to the opening of the sperm duct located in the dorsal wall of the oviduct during the process of oviposition.

The mechanism and manner of sperm discharge differ with the different types of spermatheca that are represented in the various families of parasitic Hymenoptera. For the purpose of this discussion the types known to occur in species that have been used in biological control are designated as the ichneumon-type, bracon-type, tiphia-type and chalcid-type. The significant differences in these types concern (1) the structure of the sperm capsule (pliable or brittle; enclosed in muscular tissue or naked), (2) the diameter of the sperm duct at its juncture with the sperm capsule (whether one or several sperm can move out at a time), and (3) the size of the sperm gland and its secreting capacity.

The gland is the dynamic part of the spermatheca. The primary function of its secretion is to activate the sperm. In certain types of spermatheca it has two secondary functions, serving to transport sperm to the egg and to regulate the number of sperm received by an egg.

In the chalcid-type spermatheca the gland is small and its capacity to secrete is low, its secretion serving only to activate the sperm. The chalcid sperm is extraordinarily long, exceeding in length that of the sperm duct from sperm capsule to oviduct.

In the spermatheca of the ichneumon- and bracon-types the glandular secretions serve to transport the sperm as well as to activate them. The gland of the ichneumon-type is extraordinarily voluminous. The smaller gland in the bracon-type spermatheca is characterized by a contractile central reservoir.

In the chalcid-ichneumon-and bracon-type spermathecae the separation of activated individual sperm from the encapsulated mass of sperm is accomplished by means of the diameter of the sperm duct adjacent to the

sperm capsule. This diameter, being about that of a sperm, permits the passage of only one at a time. The movement of sperm through the sperm duct onto an egg is synchronized by egg-stimulated peristalsis of the sperm duct.

In the tiphia-type spermatheca the glandular fluids not only activate and transport sperm but also serve to regulate the number of sperm released on to each egg as it passes along the oviduct. The sperm duct, unlike those of the other types, is throughout its length considerably greater in diameter than the sperm. A different mechanism to regulate the number of sperm discharged per egg is therefore needed.

The spermathecal gland empties into the sperm capsule instead of into the sperm duct as in the other types of spermatheca. The sperm duct at its juncture with the sperm capsule is sharply bent to form a valve similar to that in the honey bee. The spermathecal fluid under pressure closes this valve. A thick wall of muscle tissue encloses both the sperm duct and the sperm capsule. The latter is pliable and transparent.

The structure of this spermatheca indicates the way it operates. When the female senses a highly attractive host suitable for her eggs the spermathecal gland is stimulated, the flow of secretion into the sperm capsule builds up a hydrostatic pressure that expands the sperm capsule, thus closing the valve located at the junction of the sperm duct and sperm capsule. Each egg as it passes along the oviduct momentarily activates the muscles surrounding the valve, straightening the bend so that the lumen of the duct is opened sufficiently to allow the egress of a few sperm. This egress of sperm can occur, however, only when the glandular fluid back of the valve is under hydrostatic pressure and is sufficient for transporting the sperm to the egg.

Having briefly outlined the physiological mechanisms that enable the hymenopterous female to regulate the sex ratio of her progeny, we will now consider the ecological mechanisms that operate either in conjunction with the physiological mechanisms or have a modifying effect on the sex ratios so induced.

In species with spermathecal glands of sufficient capacity to keep pace with egg deposition regardless of its rate, the sex-ratio may be determined entirely by preferential oviposition. With species in which the spermathecal gland lacks this capacity, the sex-ratio under certain conditions may be determined, in part, by the rate of oviposition.

The hymenopterous female not only can exercise discrimination in the selection of hosts and regulate, according to the size of the host, the numbers of eggs deposited, she can also regulate the sexuality of her eggs according to certain qualities of the host on which the eggs are deposited. (Such regulation appears limited to environmental temperatures between 15° C and 30° C. Oviposition, however, may not be thus limited.)

This discrimination, as shown by the fertilization or lack of fertilization of the egg at the moment of its deposition, is accomplished by the preferential action of the spermathecal gland, the fertilized (female-producing)

eggs being deposited on "preferred" hosts and the unfertilized (male-producing) eggs being deposited on "unpreferred" hosts.

The influence of the environment on preferential sex-ratios in the Hymenoptera was first demonstrated in 1884 by Fabre with the bee *Osmia* sp., the mated female of which deposits fertilized eggs in large cells and unfertilized eggs in small cells. Since the bee provisions the large cells with more food than small cells, Fabre removed some of the food from large cells and increased the amount in the small cells. The result was merely to make the adult female smaller and the male larger, thus demonstrating that food was not a factor in determining sex of the individual. Paul Marchal in 1896 suggested that this power of discrimination on the part of the female is effected through the differential stimulation of the spermatheca, the spermatheca being activated only when the female oviposits in large cells.

The occurrence of this phenomenon in the parasitic Hymenoptera was first observed by I. Chewyreu. He reported in 1913 that the progeny of the ichneumon *Pimpla* spp. when parasitizing the pupae of large Lepidoptera (*Sphinx*, *Saturnia*, *Gastropacha*) consisted mostly of females, whereas those parasitizing the pupae of small hosts (*Pieris*, *Panolis*, *Bupalus*) consisted mostly of males. In laboratory tests large pupae yielded 100 per cent females, small pupae 80 per cent males. This marked disparity in the sex ratio of *Pimpla* was attributed by Chewyreu to selective oviposition by the parent female. The braconid *Alysia manducator* Panz., a solitary parasite of blow fly puparia, has also demonstrated this type of selective oviposition. Its progeny from the large puparia of *Caliphora vomitoria* L. consisted entirely of females while all of those from the small pupae of *Lucilia sericata* Meig. were males.

This response to host size occurs within host species of a number of genera, including *Exenterus*, *Campoplex*, *Microplectron*, *Metaphycus* and *Tiphia*. In laboratory cultures of *Metaphycus helvolus* Comp. parasitic on the coccid *Saissetia oleae* Bern. the proportion of female progeny increased directly with the increase in size of the host's instar on which they were propagated.

The sex ratios of the wasp *Tiphia popilliavora* Boh., a solitary ectoparasite of the larvae of the Japanese beetle, *Popillia japonica* Newm. ranges from 1 female and 95 males when parasitizing small 2nd instar hosts to 2 females and 1 male when parasitizing 3rd instar hosts. In this species also it has been determined experimentally that the amount or quality of food consumed by an individual during development has no effect on its sexuality. (H. Gontarski in 1935 noted that the deposition of unfertilized eggs by the mated queen honey-bee is not an effect of the absolute size of the brood cells but of the difference in size.)

The fact that the Hymenoptera possess a mechanism perfectly adapted to the regulation of the sexuality of the deposited egg precludes the necessity for explaining "preferential" oviposition by any other means.

Preferential oviposition may result in a high proportion of males if the

proportion of "preferred" hosts available is low. This would not handicap the searching capacity of the parasite population unless the synchronization of the host-parasite relations was largely limited to the unpreferred instar of the host, as is reported to be the case with *Tiphia popilliavora* and its host *Popillia japonica* in Eastern U. S.

Since in many species of Hymenoptera the production of females depends on the activation of the spermathecal gland, the proportion of females in such species depends primarily on the preferential stimulation of the gland. In many parasitic species, however, the spermathecal gland lacks the capacity to keep pace with oviposition if hosts are abundant. With such species, therefore, host density may have a marked influence on the sex ratio.

With species having the large spermathecal gland characterizing the ichneumon- and tiphia-type spermatheca, host density influences the sex-ratio of the parasite only as it affects the size or other preferential quality of the host.

With species having the small spermathecal glands characterizing the bracon and chalcid types spermatheca host density influences the sex-ratio of the parasite through its effect on the rate of oviposition as well as on preferential oviposition.

Paul Marchal suggested that an increase in the male progeny of a mated female which oviposited rapidly would indicate the "fatigue" of the spermatheca. It now appears that this "fatigue" which results in the production of males is the inability of the spermathecal gland to secrete the spermactivating fluids in adequate amounts at a high rate of oviposition.

In certain chalcids in which development is gregarious the first egg of a deposited group or "clutch" of eggs is fertilized, whereas the second or the third egg is likely to be unfertilized, particularly if the eggs are deposited during a single insertion of the ovipositor into the host.

The mated female of the chalcid *Trichogramma*, when ovipositing on large hosts, deposits three eggs during one insertion of the ovipositor, the first egg is always fertilized, the second usually fertilized, and the third unfertilized. For this reason the sex-ratio of this species is 2 females to 1 male.

The mated female of *Copidosoma truncatellum* (Dal.) deposits two eggs at one insertion of the ovipositor; the first egg is always fertilized whereas the second egg is unfertilized at least 80 per cent of the instances.

The chalcid *Coccophagus ochraceus* How. a solitary parasite of the young instar of the scale-insects *Saissetia* spp. deposits only one egg at a single insertion of the ovipositor. If hosts are scarce the mated female may produce only female progeny. As the hosts become plentiful, male parasites appear. When the host density is such that the female deposits in rapid succession all the ripe eggs in her ovaries, the number of eggs in the deposited "clutch" determines the sex-ratio. It is under such conditions that the proportion of male progeny is at its maximum. The first egg or two

of a clutch are fertilized, most of the others are not because of the depletion of the spermathecal gland. It is noteworthy that the depletion of the spermathecal gland changes temporarily the ovipositional behavior of the female. When the gland is turgid with secretions, the female when ovipositing stands on top of the coccid host, inserts her ovipositor through the derm and deposits an egg in the body cavity of the host. This egg and the larva therefrom are adapted to a liquid environment. Such eggs being always fertilized are female. When the gland becomes depleted the female when ovipositing does not stand on top of the host, but beside it; does not insert its ovipositor into the host but slides it underneath, where the egg is then deposited. This egg and the larva therefrom are adapted to a dry environment. Such eggs being always unfertilized are male. In its first two instars, the male unlike the female possesses spiracles. The unmated female before depositing an unfertilized egg must first stand on top of the host and insert its ovipositor. (If she then deposits an egg such an egg cannot develop since it would be unfertilized and consequently not adapted to a liquid environment.) Immediately thereafter she stands beside the host and deposits an unfertilized egg that can develop.

If an ovipositing mated female is kept under constant observation, she can be forced to fertilize all of her deposited eggs merely by preventing her from sliding her ovipositor in a position to oviposit under the host. By this means there occurs sufficient elapsed time between ovipositions to allow the spermathecal gland to be replenished with secretions. Thus regulated, all ovipositions consist of fertilized eggs deposited within the host.

The mated females of the ectoparasitic braconid *Microbracon hebetor* may deposit about seven eggs in succession. The 6th or 7th egg in such a "clutch" is usually a male. When such females deposit eggs singly at long intervals, they are always fertilized. The eggs of this species are relatively large and their deposition requires considerable time, so that a high proportion of the eggs are fertilized.

With the endoparasitic braconids of the genera *Apanteles* and *Opius*, however, the females are characterized by small uterine-stored eggs that can be deposited very rapidly. Since these females possess bracon-type spermatheca, the spermathecal gland of gregarious species cannot keep pace with the egg deposition. The proportion of eggs that thus escape fertilization is so great that in *Apanteles* and *Opius* males usually predominate even at low host densities under field conditions.

SUPERIMPOSED ENVIRONMENTAL FACTORS

The sex-ratio in biparental Hymenoptera may be modified by environmental conditions, other than those affecting the operation of the spermathecal gland. These conditions involve (1) the amount of oviposition prior to mating, (2) multiple mating, (3) the lethal effect of low

temperatures on the sperm and (4) the differential mortality of the sexes during development.

Mating in the parasitic Hymenoptera usually occurs very soon after the female attains the adult stage. In many species the incidence of mating may be conditioned by the amount of sperm in the spermatheca. Certain species, however, appear to be uninuptial regardless of the presence of sperm in the spermatheca.

A peculiar situation with regard to mating sometimes occurs in ichneumonoid Hymenoptera that utilize a spermatophore in the transfer of sperm from male to female. The male of *Macrocentrus ancylovorus* Roh. for example during mating places a spermatophore in the oviduct of the female. The female then completes the process of impregnation by adjusting the spermatophore so that the contained sperm can pass directly into the sperm duct of the spermatheca. Several minutes are required to make this adjustment. Once the adjustment is completed and sperm have entered the sperm capsule, the female will refuse to mate. However, before this adjustment is complete the female will mate until the oviduct bulges with spermatophores (7 or 8) none of which can then be adjusted. When oviposition begins all of the spermatophores still filled with sperm are discharged.

The progeny of such multiple-mated females are usually entirely male. Consequently in the ichneumonoid Hymenoptera the highest proportion of female progeny are obtained from once-mated females.

In hymenopterous females generally aging either weakens the mating instinct or results in loss of attractiveness to the male. In certain species such as the pteromalid *Pachycrepoidus dubius* Ashm. the female mates only within 4 or 5 days after becoming adult. Unmated females of *Mormoniella vitripennis* do not mate after being subjected to 0° C for 25 days.

In the species of Hymenoptera not characterized by polymorphic females oviposition occurs as readily before mating as afterwards. Consequently, the sex-ratio in such species is determined in part by the amount of oviposition prior to mating. In the species of Aphelinids in which the oviposition instincts of the female are irrevocably changed by the act of mating males are produced only from the eggs that are deposited prior to mating.

It is noteworthy that in species of *Microbracon* and *Trichogramma* the female may be less fecund after mating, possibly because the female then exercises greater discrimination in host selection with the consequent greater amount of ovisorption.

The lethal effect of low temperatures on the sperm may often be the cause of sex-ratios that are predominantly male. The sperm may be injured by temperatures that can hardly be designated low in the usual sense of the word. Experiments in which the male pupae of *Enchalcida caryobori* Hanna were subjected to a constant temperature of 16° C for periods of 10, 25, and 40 days resulted in the following percentages of sterile adults:

- 70 per cent when the exposure period was 10 days;
- 90 per cent when the exposure period was 25 days;
- 100 per cent when the exposure period was 40 days.

This lethal effect of temperatures is not necessarily direct. It occurs when the developmental stages are subjected to temperatures that retard growth and prevent metamorphosis without a corresponding reduction in metabolic activity. Under such conditions the fat body becomes so depleted that by the time the adult stage is attained, the reproduction cells may lack vitality, the sperm being more adversely affected than the egg.

This adverse effect increases with the period of exposure to low temperatures until complete sterility of the male occurs. This has been noted in species of the genera *Tetrastichus* and *Trichogramma*.

Optimum temperatures for the production of sperm are stated to be near 30° C in *Microbracon hebetor* (Say.).

The differential mortality of the sexes during development may modify the sex-ratio. This occurs when hosts are superparasitized. In gregarious species such as *Trichogramma* males may predominate because of the elimination of the female, this elimination resulting from the higher minimum nutritional requirement of the female and its slower rate of development.

Differential mortality in favor of the male may also occur in solitary species. However, in some species characterized by abortive polyembryony as in *Macrocentrus ancylivorous* superparasitism may result in sex-ratios predominantly female. This apparently is an effect of a lethal substance produced by the first larvae to attain the larval stage. This substance inhibits the development of all other embryos, morulae, germs and pregerms. The fertilized egg presumably produces twice the number of embryos produced by the unfertilized egg, so chance favors the survival of a female.

In gregarious species such as *Macrocentrus gifuensis* Ashm., in which polyembryony is not abortive, superparasitism may cause sex-ratios predominantly male since in this species the average number of adult parasites reared per host is always the same regardless of the number of eggs deposited. In this species multinuptial mating may also be a factor, more unfertilized than fertilized eggs being deposited.

The mechanisms responsible for the high variability of the sex-ratios have been described, mechanisms that respond to the highly variable environmental conditions of quality and size of host, host density, and temperature. We will now consider the species of Hymenoptera in which such factors have little, if any, influence on sex-ratios, species that reproduce only uniparentally although as in other Hymenoptera the females are derived from diploid eggs and the male from haploid eggs.

In species that reproduce uniparentally the unfertilized egg usually is female. Such eggs are destroyed by fertilization since in the Hymenoptera triploidy is apparently lethal. The diploidy of the unfertilized egg may

be accomplished in either one of three ways, (1) through elimination of the reduction divisions during the maturation of the egg, (2) the return of the polar body after reduction or (3) the assumption of tetraploidy early in oogenesis with the subsequent meiosis normal.

The studies of K. G. and B. R. Speicher with unmated females of *Microbracon hebetor* Say revealed that the females that deposited occasional female-producing eggs possessed a few primary oogonia that were tetraploid. In species that reproduce uniparentally as *Encarsia formosa* Gahan, all or most of the primary oogonia may be tetraploid. This is also indicated by my experiments with the chalcid *Habrolepis rouxi* Comp., a uniparental endoparasite of various diaspine coccids. The sex-ratio of the progeny of the female of this species is apparently determined by the quality of nutrient material that she ingests during her late embryonic and early larval stages. Certain of the females whose nutrition during this period of their development was abnormal produced all male progeny, the numbers of males per female being equal to the number of all-female progeny that the average female of *H. rouxi* produces when her nutrition during these stages is normal. Other females subjected to the same conditions had progenies in which the sexes were equal in number, possibly one ovary being entirely thelytokous, the other entirely arrhenotokous. The effect of the abnormal nutrient condition during the early developmental stages of the primary oogonia is more likely to have an *immediate* effect such as halving of the chromosome number, diploid from tetraploid, than it is to have a *delayed* effect such as preserving the diploid number at maturation.

The fact that in one species that reproduces biparentally a few of the primary oogonia may become tetraploid instead of diploid, so that unmated females occasionally may have female progeny, indicates that the uniparental females reported to occur in such biparental Hymenoptera as *Apis mellifica* L., *Pteromalus puparum* L., *Lasius niger* Emery, *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson), *Campsomeris trifasciatus* (Fab.), and *Calliephialtes extensor* (Tasch), have a like derivation.

Uniparental reproduction probably occurs in most hymenopterous families. It is unknown, however, in the superfamily Serphoidea. In certain uniparental chalcids (*Habrolepis rouxi* Comp. and *Encarsia formosa* Gahan) the females lack the mating instinct. The sex-ratios in such species nevertheless as in *H. rouxi* may vary from 100 per cent males to 100 per cent females. In certain species such as the chalcid *Encyrtus fuliginosus* Comp. the very rare male readily mates with the female. Dissections of such females show active sperm in the spermatheca. The eggs receiving such sperm are triploids and presumably non-viable.

An interesting aspect of haploidy in the Hymenoptera is that the nucleus of the sperm, so essential for the production of females, is in itself male-producing. This is shown by the fact that when the nucleus in an ovarian egg in an unmated female is destroyed by exposure to X-rays, that egg when deposited by the female subsequent to mating develops into a male,

the nonviable egg nucleus having been replaced by the viable sperm nucleus, the male in this case being "motherless".

Since the sex-ratio in the parasitic Hymenoptera is subject to control by environmental factors and since the reproductive capacity of a population of biparental parasites is dependent upon the proportion of females, a knowledge of the mechanisms involved is essential for the most efficient culture of species utilized in biological control.

DISCUSSION

Dr. RUTTNER. — „Konnten Sie diese Stellung des Eies in der Vagina konkret *beobachten*? Ich kann mir nicht vorstellen, daß es in dieser Stellung fixiert werden kann.“ (Mr. Flanders zeigte eine Zeichnung mit einer Darstellung der Befruchtung, wobei das Ei in der Vagina lag, mit dem rückwärtigen Ende am Orificium ducti spermatici.)

Dr. FLANDERS. — Ich denke nicht, daß ein Stop des Eies bei seiner Passage durch medianen Ovidukt und Vagina eintritt. Die Befruchtung erfolgt beim Vorbeigleiten.

Dr. RUTTNER. — An welche Art von Reiz denken Sie, welcher zur Öffnung der Samenpumpe führt? An einen Reflex?

Dr. FLANDERS. — Ja, an eine reflektorische Reizübermittlung.

METHODIK DER SELEKTION DER HONIGBIENE AUF LANGRÜSSELIGKEIT

von

G. GOETZE

Direktor des Institutes für Bienenkunde der Universität Bonn.

Unsere europäischen Bienen und ganz besonders ihre nördlichen Varietäten gehören zu den relativ kurzrüßigen Apiden. Im ganzen folgt die geographische Variabilität im europäischen Kontinent der Bergmann-Allen'schen Regel, d.h. im Norden leben größere, kurzrüßige und im Süden kleinere, langrüßige Formen. In gebirgigen Gebieten erleiden die „Isoglossen“ (1) allerdings verschiedene Abweichungen. So fand Skorikov (1929) im Kaukasus besonders langrüßige Formen. FISTEAG (1937) gibt für die rumänische Bienen sogar einen Höhenfaktor an, der erlaubt die Rüsselverlängerung je 100 m Höhen-Steigerung zu berechnen.

Das alles scheint darauf hinzudeuten, daß der Rüssel durch Umwelteinflüsse relativ leicht modifiziert werden kann. Geleitet von dieser Auffassung haben die russischen Züchter eine Verpflanzung der kaukasischen Bienen nach dem Norden wieder aufgegeben.

Auch unsere deutschen Erfahrungen mit der relativ langrüßigen Carnica-Biene schienen darauf hinzudeuten, daß trotz Verwendung von Belegstellen bei Nordverpflanzung die Rüssel sich verkürzten. Heute wissen wir aber auf Grund umfangreicher Zuchterfahrungen mit scharfer Selektion und genauer Paarungskontrolle auf den Nordseeinseln, daß man sehr wohl in Schleswig-Holstein eine erhebliche Langrüßigkeit und damit Überlegenheit der Carnica bei der Rotkleenektarausbeute aufrecht erhalten kann.

Wie ich bereits 1930 auf Grund von Kreuzungsversuchen vermutete, ist also die verschiedene Rüssellänge sehr wohl genetisch grundgelegt. Die Verkürzung lag vorwiegend an der unkontrollierten Anpaarung von KurZRüsselformen mit stark dominierender Vererbung. Immer führt aber Reinpaarung zwischen selektionierten Langrüßelvölkern zur Erhaltung, ja mitunter sogar Steigerung der Rüssellänge. Als Beleg hierfür mögen die Paarungen von 10 Geschwisterköniginnen unseres Zuchtvolkes „Trifolium“ 1953 dienen. Im selben Sinne liegen die Erfahrungen zahlreicher deutscher Carnica-Züchter. Inzwischen hat sich Entsprechendes für die Zucht der Caucasica-Biene ergeben.

(1) Verbindungslinien von Orten gleicher Rüssellänge. Sie laufen im ebenen europäischen Russland den geographischen Breitenkreisen etwa parallel.

TABELLE I

Vererbung der Rüssellänge innerhalb einer Honigbienen-Sippe „Trifolium“-Bonn bei kontrollierter und freier Paarung.						
I. Muttervolk. „Trifolium“ Töchter.			Gattenvolk. „Juwel“ Söhne.			
Paarung Sylt.						
R = 6,58 ± 0,05 mm.			R = 6,52 ± 0,05 mm.			
Tochtervölker.						
R = (x ± 0,05 mm) : 1. 6,56 2. 6,65 3. 6,62 4. 6,65 5. 6,55 6. 6,59 7. 6,53						
II. Muttervolk. „Trifolium“ Töchter.			Gattenvolk. Ohne Kontrolle beliebige ♂♂.			
Paarung Bonn						
Tochtervölker.						
R = (x ± 0,05 mm) : 1. 6,28 2. 6,42 3. 6,47						

Die Selektion auf Rüssellänge hat uns neue Ertragsmöglichkeiten im 2. Schnitt des Rotklee gebracht. Die Trachtleistung im Rotklee ist in den letzten Jahren in Bonn und Bad-Segeberg studiert worden.

TABELLE II

RÜSSELLÄNGE UND TRACHTLEISTUNGEN IM ROTKLEE.

Nr.	HERKUNFT UND RASSE.	TRACHTLEISTUNG im Rotklee in % v. Ertragsdurch- schnitt.	R mm	L mm
	Vergleichsvolk Stapelfeld		6,52	0,622
e	K Peschetz, Puan Klent	170	6,45	0,641
d	K Peschetz, Puan Klent	141	6,52	0,645
a	K Peschetz, Puan Klent	123	6,44	0,643
c	K Troiseck, Giebelhaus	110	6,45	0,640
b	K Troiseck, Giebelhaus	102	6,42	0,629
f	Vergleichsvolk Ahrtal	67	6,38	0,617

In dieser Tabelle bedeutet R = Gesamtrüssel der Arbeiterinnen = Submentum + Mentum + Ligula (Glossa), L = Länge des zweiten Labialtastergliedes.

Die Ertragsangaben der verzeichneten Völker stammen aus der Imkerschule Bad-Segeberg, die Angaben über deren Rüssellänge aus meinem Bonner Institut. Aus den Zahlenangaben Tabelle 2 kann entnommen werden, daß eine enge Korrelation besteht zwischen R und den Trachtleistungen im Rotklee.

Damit ist die Zweckmäßigkeit und wirtschaftliche Bedeutung einer Selektion nach der Rüssellänge begründet. Sie wird immer in zwei Abschnitten vorgenommen werden müssen :

1. **Vorselektion** nach meßbaren Merkmalen und Eigenschaften a.) die anatomische Rüssellänge und b.) die physiologische Rüsselreichtiefe betreffend.

2. **Hauptselektion** nach der Trachtleistung im Rotklee. Im folgenden soll uns zunächst die Technik der Vorselektion beschäftigen. Es sind eine ganze Reihe sogenannter Glossometer entwickelt worden.

Wir haben grundsätzlich 2 Typen zu unterscheiden :

1. Die Massenglossometer zum Einstellen in die zu prüfenden Völker. Durch sie wird nur die maximale Reichtiefe der vorhandenen Arbeiterinnen ermittelt.

2. Die Einzelglossometer zur Beobachtung einzelner Arbeiterinnen während des Saugaktes. Zum ersten Typ gehört das alte Wankler'sche

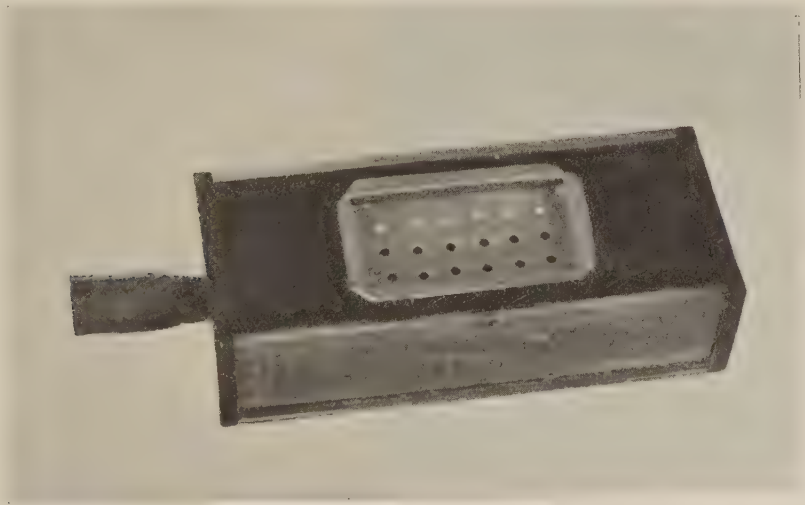


Abb. 1. — Glossometer nach Goetze-Staar.

Futterkästchen mit genormten Sauglöchern. Es wurde nach der maximalen Leerung gewogen und hieraus R berechnet. Das Goetze-Staarsche Celloloid-Glossometer ist eine Fortentwicklung davon. Hier zu gehören auch die Röhren-Glossometer wie sie heute von der Hauptkörstelle der DDR für die Körmeister vorgeschrieben werden. (Siehe Widdel, G. 1952, Anleitung zur Körung der Honigbiene, S. 25.)

Leider kann bei diesem Typ Verdunstung und Kappilarität störend wirken. Die Ablesungen ergeben daher nur relative Werte und müssen unter sorgfältiger Beobachtung einer Anwendungsvorschrift gewonnen werden. Es kann sich bei diesen Messungen immer nur um eine vergleichende Beurteilung maximaler Reichtiefen ganzer Arbeiterinnenscharen handeln.

Zu dem zweiten Apparate-Typus gehört das Einzelglossometer nach G. RÖSCH (1936). Er ließ gekäfigte Bienen an einem wegziehbaren Honigtröpfchen saugen und las die dabei erzielte Streckung an einer Meßuhr ab. Gekäfigte oder gar auf engstem Raum (wie ursprünglich bei Rösch) nahezu gefesselte Bienen befinden sich immer in einer Zwangslage u. begehen nur zwangsweise Saugakte, die keine verbindlichen Schlüsse erlauben. Daher verlangt die Beobachtung einen großen Zeitaufwand, der von unkontrollierbaren Zufällen abhängig ist.

Der Saugakt ist nicht nur eine mechanische, quantitative Streckungsleistung, die sich auf einer Art Prokrustesbett erzielen läßt, sondern eine lebendige Verhaltensart, die im freien Vollzug in allen ihren Einzelphasen studiert werden muß. Hierzu ist das in meinem Institut entwickelte Dressurglossometer geeignet. Es besteht aus einem genau dimensionierten Röhrchen in welchem die Futterflüssigkeit mit Hilfe einer Injektionspritze auf ein bestimmtes Niveau eingestellt werden kann. Der Kolben der Spritze ist mit einer Meßuhr gekoppelt, so daß jederzeit das Niveau abzulesen ist. Die Beobachtung des Saugaktes geschieht durch eine Lupe im Futterröhrchen. Vorbehaltlich weiterer Untersuchungen möchte ich folgende vorläufige Ergebnisse mitteilen.

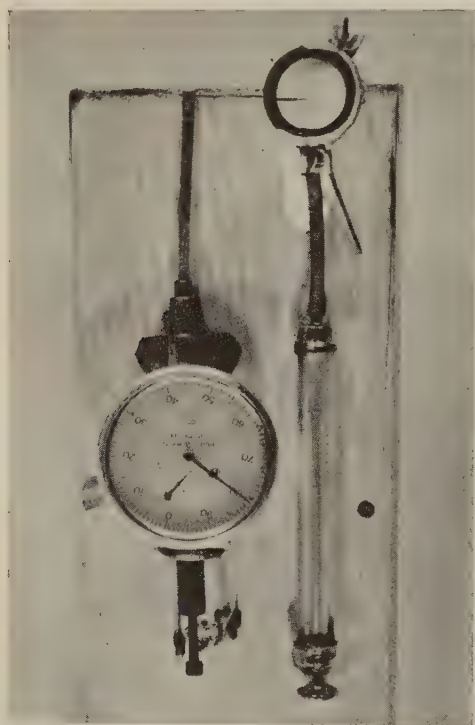


Abb. 2. — Dressurglossometer zum Studium des Saugaktes.

1. Die Streckung des Gesamtrüssels besteht aus mindestens drei Einzelbewegungen.

a) Einnehmen der Aktionsstellung durch Aufklappen aus der gebeugten Ruhestellung in der Mundgrube.

b) Hervorschnellen der Glossa durch Ausdehnung der häutigen Verbindung zum Mentum.

c) Rhythmisches Züngeln (Pumpen) mit der Glossa durch Verkürzung und Verlängerung von wechselnder Frequenz und Amplitude.

Wahrscheinlich kommt noch hinzu eine unrythmische Vorstreckung an den häutigen Verbindungen des Submentums mit den inneren Chitinteilen des Mundfeldes.

2. Verschiedene Rassen entwickeln ein verschiedenes Streckungsvermögen besonders im dritten Teilakt (c). Während *Mellifica*-Bienen beim Zurückziehen des Futterspiegels leicht absetzen, wobei sie mit der Glossaspitze zitternde Querbewegungen ausführen, folgen Carnica- u. Ligustica-Bienen energisch dem weichenden Futterspiegel durch kräftiges Nachstrecken des Gesamtrüssels.

3. Ein Einfluß der Kopfform, wie Rösch angegeben hat, spielt keine entscheidende Rolle bei der Reichtiefe. Wohl aber bestehen Aktivitäts-

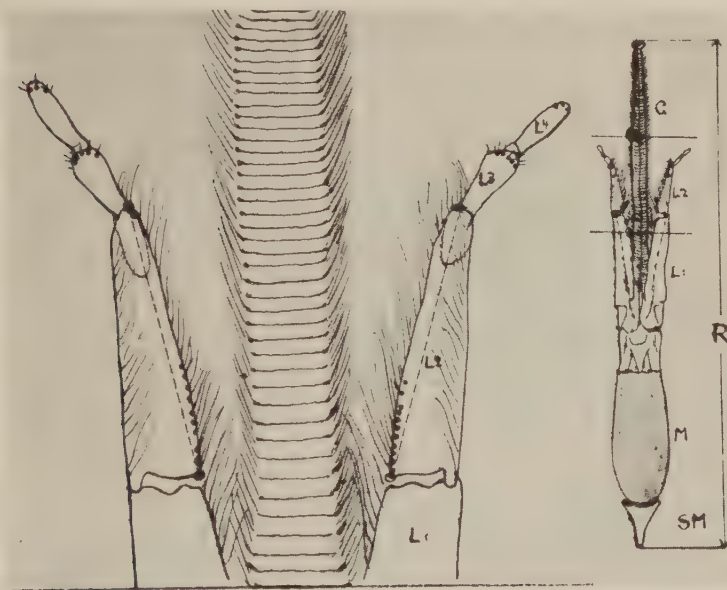


Abb. 3. — Rüsselschema der Honigbiene; R = Gesamtrüssel; SM = Submentum; M = Mentum; G = Glossa (Ligula); $L_1''_4$ = Labialtasterglieder; $\circ\text{---}\circ$ = Meßstrecke für L_2 .

unterschiede beim Anlegen und Einpressen der Kinnnteile an die Ränder der Glossometeröffnung.

4. Wir schlagen vor in Zukunft zu unterscheiden :

a) Anatomische Rüssellänge R_a = Mentum + voll gestreckte Ligula.
 R_A = Submentum + Mentum + Ligula;

b) Physiologische Rüsselstreckung als Endergebnis der obigen Streckungsakte a bis c = R_s am Dressurglossometer; und

c) Optimale Rüssel-Tauchtiefe als höchstes erreichbares Einsenken der Rüsselspitze R_t (am Massenglossometer).

Für die messende Ermittlung der anatomischen Rüssellänge besonders als Summe von Submentum, Mentum u. Ligula haben sich immer wieder große Schwierigkeiten ergeben. Die Teile variieren verschieden, sind verschieden streckbar, und sind gegeneinander im Winkel gelagert. Die Fehlerquellen sind entsprechend groß besonders am Submentum, das daher am besten nicht mitgemessen wird. Für die praktische Vorselektion sind indirekte Messungen vorzuziehen, d. h. es müssen korrelative Maß-Stäbe gefunden werden aus denen R_a berechnet werden kann. Hierzu habe ich bereits 1930 das 2. Labialtasterglied L vorgeschlagen und eine entsprechende Berechnungsformel angegeben. MÜLLER (1938) hat die Korrelation bestätigt. FISTEAG (1937) bezeichnet die Korrelation als „nicht ganz positiv“. KREZAL (1952) findet sie nur „sehr andeutungsweise“. Die Korrelation bezweifeln ÖRÖSI-PAL (1934), GROUT (1937) und FARCAS

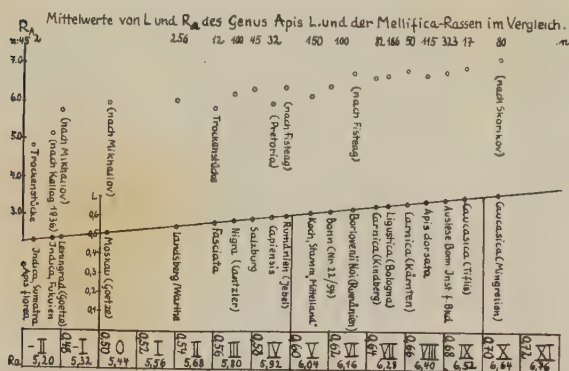


Abb. 4. — Schema der Korrelation zwischen Rüssellang (R_a) und Größe des Labialtastergliedes (L_2).

Mittelwerte von L ein genaueres Urteil über die Gesamtlänge gestatten als die bisher übliche Messung in Teilen mit ihren vielen Fehlermöglichkeiten.

Man kann auch innerhalb einzelner Völker, die Korrelation erweisen. Praktisch kann mithin L sehr gut als ein Mittel zur messenden Vorselektion dienen.

Nach FARCAS (1939) kann auch das Mentum (M), das ja sehr gut meßbar ist, zur Beurteilung der Rüssellänge herangezogen werden.

FARCAS fand an rumänischem Material die Beziehung:

$$R_a = M \cdot 3,96.$$

Aus der Literatur und aus eignen Messungen finde ich folgende Werte für F_m

Rasse.	Herkunft.	Fm
<i>Mellifica</i> .	Koch, Haldensleben.	3,62
<i>Mellifica</i> .	Alpatov, Tula.	3,76
<i>Mellifica</i> .	Hybriden, Alpatov.	3,77
<i>Carnica</i> .	Serbien.	3,73
<i>Caucasica</i> .	Tiflis.	3,69

(1939). Die abweichenden Ergebnisse mögen z. T. auf der Unzulänglichkeit der Meßmethoden beruhen. In dem folgenden Schema Abb. 4 habe ich noch einmal einige Ergebnisse aus dem breiten Untersuchungsmaterial meiner Weltsammlung zusammengestellt. Es ergibt sich eine nahezu lineare Korrelation zwischen R_a u. L . Man kann sagen, daß die gewonnenen

Der Farca'sche Faktor (F_m) scheint also ungewöhnlich hoch zu sein im Vergleich zu anderem Material. Um die Frage der Brauchbarkeit der M-Messung zur Beurteilung von R_a (ohne Submentum also) zu klären, habe ich in meinem Institut 10 geographische Herkünfte mit je etwa 100 Bienen durchmessen lassen. (Siehe Tabelle) f_m schwankt also zwischen 3,300 (2) und 3,479 (9). Offensichtlich ist der Faktor bei *Ligustica* am größten und bei *Mellifica* am kleinsten. Eine vollständig lineare Korrelation zur steigenden Rüssellänge ist also nicht nachzuweisen.

	RASSE.	STAMM ODER HERKUNFT.	f_m	R_a mm
1.	<i>Mellifica</i>	Kappenstein/Westerwald	3,359	5,565
2.	<i>Mellifica</i>	Mittelland, Koch Haldensleben	3,307	5,580
3.	<i>Mellifica</i>	„Nigra“-Schlesien	3,371	5,620
4.	<i>Meda</i>	Saloniki-Griechenland	3,355	5,655
5.	<i>Carnica</i>	Bulgarien	3,312	5,775
6.	<i>Caucasica</i>	Dr. Wohlgemuth, Celle	3,390	5,795
7.	<i>Carnica</i>	Dr. Werner, Graz	3,341	5,850
8.	<i>Carnica</i>	Dubrovnik, Jugoslawien	3,493	6,045
9.	<i>Ligustica</i>	Neapel	3,479	6,015
10.	<i>Ligustica</i>	Rom	3,413	6,115

Während zwischen R_a und L eine nahezu lineare Korrelation nachgewiesen ist, wächst R_a rascher als M. Es ist also eine verwickeltere Umrechnung nötig, zu der keineswegs allein die Multiplikation mit einem Faktor genügt.

Wo geeignete Apparaturen (z. B. Seibert Promar) zur exakten Messung zur Verfügung stehen, möchte ich nach wie vor die L-Messung zur anatomischen Vorselektion der Arbeiterinnen in erster Linie empfehlen. Die M-Messung kann wohl mit Nutzen ebenfalls zur gröberen Orientierung über Langrüsselveranlagung angewendet werden, erlaubt aber bei einem

vielgestaltigen Material keine sichere Berechnung der Rüssellänge wie L.

Da offensichtlich bei der erblichen Grundlegung von R zahlreiche Faktoren eine Rolle spielen, wäre es von höchstem Wert, auch die azygoten Drohnen nach ihrer Rüssel-Veranlagung beurteilen zu lernen. Die Gewinnung absoluter Mase ist aber hier sehr viel schwieriger als bei den Arbeiterinnen, da die unweltbedingte Größenvariabilität der Drohnen sehr viel weiter ist. In einer Arbeit meines Schülers J. JOSTEN ergab sich, daß sowohl die Korrelation M : R wie auch L : R für Drohnenproben für die Mittelwerte zahlreicher europäischer Sippen sowie innerhalb der Sippen selbst Gültigkeit hat. Er findet die folgenden Regressionsgleichungen :

$$\begin{aligned} a) \text{Mentum } M &= 1,231 \text{ mm} & \sigma &= 0,038 \\ R_a &= 3,857 \text{ mm} & \sigma &= 0,094 \\ & y &= 1,231 + 4,059 x - 1,564 \\ b) \text{Labialtaster } M &= 0,4637 \text{ mm} & \sigma &= 0,0749 \\ R_a &= 3,857 \text{ mm} & \sigma &= 0,094 \\ & y &= 3,857 + 1,255 x - 0,5819 \end{aligned}$$

Einer Zunahme von 0,04 mm des Mentums entspricht (bei der Trifoliumsippe) eine R_a -Vergrößerung um ca. 0,1 mm. Es ergibt sich aber überraschender Weise, daß die untersuchten Völker hinsichtlich der Drohnen-Mentum-Größe M_D keine Korrelation zur Brustbreite der

Drohnen B_D aufweisen. Wie die Zusammenstellung in unserem Schaubild Abb. 5 erweist, gibt es große langrüsslige Drohnen, kleine langrüsslige Drohnen und kleine kurzrüsslige Drohnen. Die großen Kurzrüßler fehlen. Sie finden sich hingegen bei den *Mellifica*-Vergleichsvölkern.

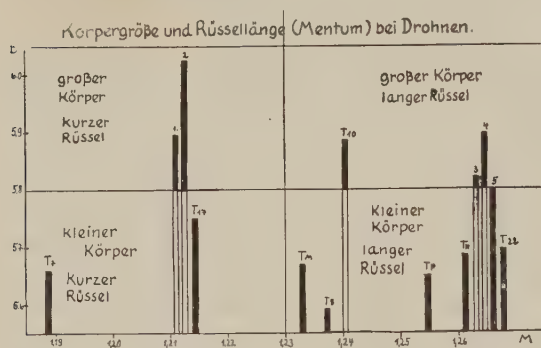


Abb. 5. — Typen der Drohnen-Rüssel. Beschreibung, siehe Tabelle III.

Hinsichtlich der zugehörigen Arbeiterinnenrüssellänge des Stammvolkes schneidet Nr. 8 mit L-Klasse

IX am besten ab. Dieses Volk hat aber die kleinsten Drohnen mit einer mittleren Rüssellänge, die sich nur leicht über den Sippendurchschnitt erhebt.

Hiernach sieht man also, daß die Selektion nach Körpergröße bei den Drohnen hinsichtlich der Langrüssligkeit mit Sicherheit negativ wirken würde. Es sind die kleinen Drohnen, welche in der Trifoliumsippe die Gene für Langrüssligkeit tragen, ohne daß sie aber selbst besonders langrüsslig zu sein brauchen. Die großen langrüssligen Drohnen vererben auch keineswegs besonders lange Arbeiterinnen-Rüssel, wie insbesondere die Sippe Rudisleben-Thüringen erweist. Die zugehörigen Arbeiterinnen

TABELLE III

SCHWESTERVÖLKER 1953 « Trifolium ».			VERGLEICHSVÖLKER.	
Nr.	RA der ♀♀.	Brustbreite in	Brustbreite.	
7	6,62	5,66 mm		
17	6,53	5,70 mm	2. Böhmerwald	6,30 mm
8	6,65	5,61 mm	1. Nigra-Schlesien	5,85 mm
10	6,55	5,89 mm	3. Rudisleben-Thüringen	5,82 mm
<i>p</i>	6,54	5,69 mm	4. Nigra-Pommern	5,90 mm
H	6,56	5,65 mm	5. « Hybriden »-Rheinland	5,80 mm
22	6,42	5,71 mm	R _A der Arbeiterinnen < 6,40 mm	

liegen durchweg in der L-Klasse V und darunter. Wir können also weder allein nach B_D noch nach R_D oder M_D erfolgreich selektionieren. Ein einfaches Kennzeichen für möglichst viele R-stiegenderne Gene im Drohnen fehlt uns noch. Auch die von LUKOSCHUS neuerdings untersuchte Rüsselring-Zahl scheint uns zu diesem Zwecke keine Handhabe zu geben. Sie schwankt für den Drohnen sehr erheblich z. B. bei Volk 8 um 30 %.

Für unsere Trifoliumsippe ergibt sich zunächst die einzige Möglichkeit die Völker mit kleinen B_D und zum Sippendurchschnitt relativ großen M(R)_D als Zuchtvölker zu bevorzugen.

Zweifellos können wir das Zuchtziel „Langrüsseligkeit“ als ein wirtschaftliches Zuchtziel bezeichnen. Es wird nicht zu realisieren sein ohne Anwendung der entsprechenden positiven Auslesemethoden. Wir kennen die folgenden:

a) Physiologische Selektionsmethoden:

1. Glossometrie im Dressurverfahren an Einzelbienen.
2. Glossometrie im Futterverfahren (Wankler) als Massenauslese im Stock.

b) Anatomische Selektionsmethoden:

1. Direkte Einzelmessung der Hauptrüsselteile und deren Addition = Rüssel — Summen — Messung.

$$R_A = \text{Subm.} + \text{Mentum} + \text{Glossa.} \quad R_a = \text{Mentum} + \text{Glossa.}$$

2. Indirekte R-Ermittlung durch korrelative-Messung von L oder M. und deren rechnerische Auswertung.

Zum Abschluß jeder Selektion auf Langrüsseligkeit gehört natürlich die Trachtleistungsprüfung in tiefröhrigen Trachten, insbesondere also im Rotklee. Es ist aber nach dem jetzigen Stand der Wissenschaft nicht mehr nötig, Sippen zu prüfen, die nicht bereits anatomisch-physiologisch vorselektioniert sind. Damit verbilligen sich unsere zukünftigen Leistungsprüfungen auf „Rotklee-fähigkeit“ wesentlich.

LITERATURVERZEICHNIS

1925. ALPATOV (W. W.). — Über die Verkleinerung der Rüssellänge vom Süden nach dem Norden hin (*Zool. Anzeiger*, **65**).
1926. — ALPATOV (W. W.), TJUNIN (F. A.). — Beiträge zur Kenntnis der Variabilität der Rüssellänge bei der Honigbiene [*Mitt. Nr. 1 aus dem zool. Museum der Moskauer Universität u. d. Tulaschen Versuchsstation für Bienenkunde* (Deutsch)].
1954. BICHTLER (E.). — Vom Flügelindex (*Leipz. Bienenzeitung*, **68**, 265-266).
1955. CARLISLE (E.). — Biometrical investigation of some european and other races of honeybees (*Bee world*, **36**, 41-45).
1949. DOHRN (E.). — Mit der Peschetsbiene im Rotklee (*Die Bienenzucht*, **2**, 311).
1939. FARCAS (A.). — Variationsstatistische Untersuchungen des Bienenrüssels (*A. f. Bkd.*, **20**, 216-224). — 1939. Albinele noastre in cadrul isoglosselor (*Entras din buletinul fakultății de agronomie din Cluj.*, **8**).
1937. FISTEAG (J. N.). — Cercetări Biometrice la Albinele Romanesti (*Diss. Nr. 606 d. vet. med. Fak. d. Universităţii Bukarest. Rumänisch mit franz. u. deutsch Zus. f.*).
1926. GOETZE (G.). — Variabilitätsstudien an der Honigbiene (*Preuß. Bienenzeitung* [in Mohrunen], **9**). — 1930. Variabilitäts- u. Züchtungsstudien an der Honigbiene (*A. f. Bkd.*, **11**, 185-274 (228/29)). — 1940. *Die beste Biene* (Leipzig, Liedloff, Loth u. Michaelis, **143**). — 1941. Rotklee und Honigbiene (*Biologia Generalis*, **16**, 392). — 1948. Versuche zur Ausnutzung des Rotklee durch die Honigbiene (*Beitr. z. Agrarwissenschaft.*, **11**). — 1953. Honigbiene als Bestäuber im Rotklee, Rotklee als wichtige Nektarquelle für die Bienenzucht (*Schriftenr. des A. I. D.*, **66**, 5-17).
1937. GROUT (R. A.). — Influence of size of brood cell upon size and variability of the honey bee (*Journ. econom. Entomol.*, **30**, 345-354).
1936. KELLOG (C. R.). — Biometrische Studien an der chinesischen Honigbiene (*Apis indica* F.) [*A. f. B.*, **17**, 36-38].
1952. KESSLER (W.). — Rotklee — die bessere Tracht (*Die Bienenzucht*, **5**, 321-325 u. 355-358).
1953. KRESAK (M.). — Abhängigkeit der Zungenlänge von der Körpergröße bei der Honigbiene (*Tscheschisch in Czechoslovakia Včelařství*, **1** [2], 22-25. *Ref. Bee World*, 223/54).
1952. KREZAL (H.). — Untersuchungen zur Variabilität von Flügelindex und Rüssellänge bei der Honigbiene (*Ztschr. f. Bienenforschung*, **1**, 225-234).
1954. LUKOSCHUS (F.). — Beobachtungen zur Entwicklung und zum Bau der Bienenzunge (*Ztschr. f. Bienenforschung*, **2** [8], 219).
1926. MIKKAILOV (A. S.). — Über eine lineare Korrelation zwischen der Rüssellänge der Honigbiene u. d. geogr. Breite im ebenen europ. Rußland (*A. f. Bkd.*, **7**, 28-33).
1938. MÜLLER (K.). — Das Labialtasterglied des Bienenrüssels als Maß für die wirkliche Rüssellänge (*Dtsch. Imkerführer*, **11**, 371-374).
1936. RÖSCH (G.). — Wir haben eine Rotklee ausbeutende Biene (*Dtsch. Imkerführer.*, **10**, Nr. 12).
1929. SKORIKOV (A. S.). — Beiträge zur Kenntnis der Kaukasischen Honigbienenrassen (Manuskript v. Verfasser) (*Report of the Bureau of applied Entomology*, **4**, Nr. 1). —

1929. Eine neue Basis für eine Revision der *Gattung Apis* L. (Russisch) (*Reports on applied Entomology*, 4, Nr. 1). — 1930. Beiträge zur Genetik der Honigbiene. 2. Wie verändert sich die Rüssellänge der mingrelischen Biene ausserhalb ihrer Heimat (Russisch) (*Reports on applied Entomology*, 4, Nr. 2, 515-523).

Summary.

The geographic variability of the honey-bee is, concerning the workers, to a large degree conforms to the rule of Bergmann-Allen: In the North, large and with short limbs; in the South, small and long-limbed: This is not the same with drones. Here we find in fact distinct groupings: large—with short proboscis; large—with long proboscis; small—with long proboscis and small—with short proboscis. All of these types can be found in any region.

From this, as well as from the German experiments in the redclover crop, we may conclude that the distinctions of the proboscis are dependent on genetic facts. The practical methods of selection must be extended to the drones as well. The difficulties which arise here originate in the greater capacity to modify the size of the drones. Absolute measurements of the proboscis are, therefore, scarcely successful. Also the counting of the Ligula-rings (Lukoschus, 1954) are but of small value, because the number of rings shows a variation of 30 %. In measuring the proboscis ("R"-measurements) we have the same difficulties as with the workers. The sources of error are approximately 5 times as many as in measuring an individual part which is not deformable and is in a positive correlation to the proboscis.

Suitable for this measuring are, first of all, the 2nd Labial-antennae (L) (Goetze and Müller) as well as the mentum (M) (Farcas). For the latter the correlation for routine-experiments is more convincing, since R and M lie closer together as concern the difference in size than R and L. The measuring of L, however, is easier to accomplish, even if we have only badly preserved material.

There is a certain correlation between body-size (breadth of thorax = B; breadth of head = K) and length of the proboscis; yet only within closer space, that means, if we have a genetically rather uniform material. This correlation, however, cannot be taken as a safe way of selection.

For the glossometric examination in the act of training a new apparatus is demonstrated. By operating with it very interesting differences in activity and behaviour between the varieties *Mellifica* and *Carnica* were found. This will be reported on.

The anatomic and physiologic examination of the proboscis is most important for selection. The examination of preselected types which can be done by counting the product of the red-clover field, that means counting the direct result, is, in addition, necessary and must not be omitted. Yet in the present state of knowledge it is not necessary any more to examine types which are not preselected from the anatomic-physiologic point of view. Thus our examinations in the future will be essentially less expensive.

Résumé.

La différenciation géographique de l'abeille mellifique suit en gros chez l'ouvrière la règle formulée par Bergmann et Allen (au nord : grandes à membres courts; au sud : petites à longs membres). Il n'en est pas de même pour les faux bourdons. Au contraire, chez eux, nous trouvons des groupes bien distincts : grand à courte langue, gros à longue langue, petits à longue langue, petits à courte langue se rencontrent à peu près partout.

De cette constatation ainsi que des expériences allemandes sur le butinage du trèfle rouge, on peut déduire que les différences de langue observées sont, en gros, déter-

minées par des facteurs génétiques. Les méthodes de sélection pratique devront aussi être étendues aux bourdons. Les difficultés éventuelles viennent de la possibilité plus grande de variabilité de la grosseur des bourdons. C'est pourquoi une mesure absolue des langues est difficilement couronnée de succès. De même, le dénombrement des anneaux de la Ligula (LUKOSCHUS, 1954) ne présente qu'une médiocre valeur, car les variations dans le nombre des anneaux peuvent atteindre jusqu'à 30 %. La mensuration totale des langues (R) soulève les mêmes difficultés que chez les abeilles. Les sources d'erreurs sont à peu près cinq fois aussi grandes que pour la mesure d'une partie indépendante indéformable, qui se trouve avec R en corrélation positive.

Propres à cette mesure sont avant tout le deuxième palpe labial (L), d'après GOETZE et MÜLLER, ainsi que le mentum (M) d'après FARCAS. Pour ce dernier, la corrélation dans les expériences routinières est un peu plus convaincante, car R et M sont d'un ordre de grandeur plus proche que R et L. Les mesures de L sont plus facilement réalisables, même dans le cas de matériel mal conservé.

De même, il existe une certaine corrélation entre la grosseur du corps (largeur du thorax : B, largeur de la tête : K) et la longueur des langues, mais seulement à l'intérieur d'un espace restreint, c'est-à-dire pour un matériel en gros génétiquement unitaire. Cependant cette dernière corrélation ne peut être utilisée comme moyen de sélection infaillible.

Pour l'examen glossométrique des méthodes de dressage, on va faire la démonstration d'un nouvel appareil. Son emploi a permis de déterminer d'intéressantes différences dans l'activité et le comportement des variétés *Mellifica* et *Carmica*. On reviendra sur ce sujet.

L'examen anatomique et physiologique des langues est d'une grande importance pour la sélection. L'examen de types présélectionnés par détermination du rendement dans le champ de trèfle rouge, c'est-à-dire de la récolte directe, est, en outre, nécessaire et absolument indispensable. Dans l'état actuel des connaissances, il n'est plus besoin d'examiner les types qui n'ont pas déjà été présélectionnés anatomiquement et physiologiquement. Ainsi nos examens reviendront à l'avenir nettement meilleur marché.

DISKUSSION

WAHL, Marburg. — Ist durch die im Vortrag angegebene neue Meßweise des zweiten Labialtastergliedes die früher von K. Müller angegebene Berechnungsformel für die Rüssellänge aus L hinfällig geworden?

GOETZE. — Müller hat vom Ende des Gelenkfortsatzes an gemessen. Dieser ist im Präparat nicht immer exakt zu identifizieren. Wir messen jetzt vom freien (nicht eingelenkten) Ende der Basis zur Spitze von L. Beide Strecken sind kaum verschieden, doch hat die neue Meßweise infolge leichter Identifizierung der Ansatzpunkte eine größere Genauigkeit. Die Müller'sche Formel bleibt also unverändert und ist in der Anwendung sogar zuverlässiger geworden. Das ergibt sich insbesondere auch hinsichtlich der Korrelation zwischen L und der Rüsselstreckung (R_s) am Dressurglossometer.

CZIHAJ. — Spielt die Dicke des Chitins bei der L-Messung eine Rolle?

GOETZE. — Die Frage ist zu verneinen da stets von der Chitinoberfläche an gemessen wird. Es handelt sich ja um ein Merkmal der äußeren Morphologie. Eine gewisse Variabilität bleibt trotzdem natürlich bestehen.

DER NACHSCHAFFUNGSINSTINKT BEIM BIENENVOLK

von

H. GONTARSKI

Institut für Bienenkunde, Oberursel/Ts. (Deutschland).

Bei der Vielzahl der Chromosomen der Honigbiene entstehen bereits im Verlauf der Oogenese eine sehr erhebliche Anzahl genetischer Möglichkeiten, die im Fall völliger Heterozygotie 2^{32} betragen. Alle entstehenden Kombinationen sind aber qualitativ durch den genetischen Bestand der ♀ bestimmt, so daß die Gesamtheit der Arbeiterinnen eines Bienenvolks bei individuellen Schwankungen innerhalb des durch die ♀ gegebenen Bestandes die Manifestierung einer genetischen Einheit bestimmter Wertung darstellen.

Das monogyne Prinzip beim Bienenvolk bewirkt so, trotz der Vielzahl an Einzeltieren, das Zustandekommen einer genetischen Ganzheit, auf die die selektionierenden Faktoren ganzheitlich einzuwirken vermögen. Damit erscheint ein Bienenvolk, wie jedes Individuum, als eine genetisch determinierte Einheit. Infolge des monogynen Prinzips konnte im Laufe der Stammesgeschichte sicher eine hochentwickelte Form des Gemeinschaftslebens mit differenzierten Instinkten und Reaktionsweisen in überaus zweckmäßiger Anpassung an die Umwelt entstehen.

Mit diesem so wertvollen Prinzip zur Sicherung einer genetischen Einheitlichkeit bei einer Vielzahl von Einzelwesen ist beim Bienenvolk die dauernde funktionelle Spezialisierung des Weibchens zur reinen Eierlegerin verbunden. So wertvoll die Monogynie des Bienenvolks phylogenetisch erscheint, so sehr bedeutet sie beim Verlust der ♀ eine Gefahr für die Arterhaltung. Diese Gefahr ist durch einen beim Bienenvolk zusätzlich bestehenden Instinkt zur Heranzucht von Ersatzweibchen = Nachschaffungsköniginnen kompensiert.

Während die Aufzucht der normalen Königinnen stets im weiselrichtigen Volk und unter Beteiligung der eierlegenden ♀ erfolgt, wobei primär glockenartige, nach unten offene Weiselzellen mit rundem Zellboden an den randlichen Teilen des Brutnestes errichtet werden, die dann erst sekundär von der ♀ mit Eiern belegt werden, ist zur Auslösung des Nachschaffungsinstinktes die Wahrnehmung des weisellosen Zustandes Voraussetzung.

Es ist z. Zt. unbekannt, welche Faktoren die Anlage und den Bau normaler Weiselzellen bewirken. Ihr Bautyp ist so, daß aus Altwachsansammlungen, das der Umgebung der Baustelle entnommen wird, an Stellen mit genügend freiem Raum, der u. U. erst durch Abnagen von Wabenteilen

geschaffen wird, näpfchenartige, nach unten offene Zellen mit rundem Zellboden modelliert werden. Gleichzeitig erfolgt durch Wachsleisten eine Verankerung mit der Ansatzstelle. Mit der Ablagerung größerer Futtersaftmengen zur Larvenernährung werden die Zellwände verlängert, so daß eine nach unten offene zapfenförmige Zelle entsteht.

Entsprechend dieser vom Sechseckzelltyp der waagrecht liegenden Arbeiterinnenzelle abweichenden Zellform erhalten die in den Weiselzellen befindlichen Larven sofort nach Beendigung der Embryonalentwicklung einen spezifischen Weiselfuttersaft. An Hand mikrochemischer Futtersaftuntersuchungen konnte ich nachweisen, daß primär Zellform und Größe für die Ablagerung der spezifischen Larvennahrung bestimmend wirken.

Mit der normalen Heranzucht von Königinnen kann eine Volksteilung (Schwarm — Schwarmköniginnen) einhergehen. Diese kann aber auch unterbleiben (stilles Umweiseln). Im ersten Fall ist die Zahl der erzeugten Königinnen stets erheblich (max. ca. 50); im zweiten Fall werden maximal nur bis zu 4 Zellen gepflegt.

Anders verläuft die Aufzucht der Nachschaffungsköniginnen. Zu Beginn der Weisellosigkeit besitzt ein nicht im Begriff der normalen Königinnen-erneuerung stehendes Volk neben Eiern, Larven und Nymphen in allen Altersstadien in Arbeiterinnen- und zeitweise auch in Drohnenzellen. Mit der Wahrnehmung der Weisellosigkeit beginnen die Bienen in den Bereichen der jungen Arbeiterinnenlarven mit dem Umbau der Sechseckzellen. Hierbei wird die betreffende Zelle etwa von der halben Zell-Länge ab rundlich auf Kosten der Nachbarzellen erweitert und später glockenartig über die Wabenfläche mit einer schräg nach unten gerichteten Öffnung überbaut. Abweichend vom normalen Verhalten können dabei aus den unmittelbar benachbarten, deformierten Zellen gesunde Larven entfernt werden. Diese umgebauten Nachschaffungszellen gleichen in ihrem äußeren Teil form- und größenmäßig mitunter normalen Weiselzellen, wobei jedoch der tiefer in der Wabe gelegene Teil in seiner Sechseckform und Größe erhalten bleibt. Erst mit der Umformung der Sechseckzelle zur Nachschaffungszelle ist der Reiz zur Fütterung der Larve mit Königinnenfuttersaft gegeben, so daß sich von nun ab die Larve trophogen zur ♀ entwickelt.

Es läßt sich experimentell nachweisen, daß die Umformung zur Nachschaffungszelle niemals an Zellen vorgenommen wird, die erst Eier enthalten. In einem weisellosen und brutlosen Bienenvolk bleibt eine zugegebene Wabe mit frisch abgelegten Eiern während der ganzen Zeit der Embryonalentwicklung unverändert. Erst wenn Larven aus den Eiern geschlüpft und mit Futtersaft, der entsprechend der Zellform als Arbeiterinnenfuttersaft gereicht wird, versorgt sind, wird der Umbau gewisser Zellen zu Nachschaffungszellen durch die Erweiterung und Rundung der Sechseckzelle eingeleitet. Von diesem Zeitpunkt bekommt die Larve vermehrt Königinnenfuttersaft. Es ergibt sich so für den Nachschaffungsinstinkt folgende Reaktionskette: Voraussetzung ist die Wahrnehmung der Weisel-

losigkeit und die von jungen, pflegebedürftigen Larven; die dadurch ausgelöste Reaktion bewirkt die Erweiterung und den Umbau von Arbeiterinnenbrutzellen zu weiselähnlichen Zellen mit sechseckigem Zellgrund und anschließend die Fütterung der in diesen Zellen liegenden Larven mit Weiselfuttersaft. Die Auswahl der umzuformenden Zellen erfolgt zufällig (Schrotflintenprinzip), und mit dem Beginn des Umbaus ist die Tendenz zur Vollendung in der veränderten Richtung gegeben.

Ich konnte nie beobachten, daß bei gleichzeitigem Vorhandensein von Arbeiterinnen- und Drohnenlarven Nachschaffungszellen über Drohnenzellen gebildet werden. Offensichtlich bestehen wie in anderen Fällen (unveröffentlichte Ergebnisse) differenzierte Reaktionen auf Grund taktiler Wahrnehmungsunterschiede bei Drohnen- und Arbeiterinnenzellen auf Grund des Größenunterschieds.

Neben den beiden beschriebenen Zelltypen für die Heranzucht weiblicher Geschlechtstiere besteht noch ein dritter Bautyp der Weiselzelle, der dann errichtet wird, wenn im weisellosen Bienenvolk keine umstimmungsfähigen Larven vorhanden sind. In diesem Fall werden die glockenförmigen Zellen mit rundem Zellboden wahllos auf der Wabenoberfläche, meist auf den Berührungskanten von drei Arbeiterinnenzellen, gebaut. Hier erfolgt keine Umformung von Sechseckzellen, sondern auf den intakten Arbeiterinnenzellen werden nach Materialanhäufung von Altwachs, wobei mitunter diese ganz mit Wachs ausgefüllt oder verschlossen werden, der Bau von näpfchenartigen Zellen mit rundem Boden. Solche Zellen gleichen formmäßig normalen Weiselzellen, gelangen aber über den näpfchenförmigen Zustand nie hinaus. Sie werden mitunter auch auf verdeckelten Honigzellen errichtet. Durch übermäßige Wachsenlagerungen erscheinen sie nach einiger Zeit anomal verdickt. In ihnen entstehen nie Königinnen.

Zusammenfassend ergeben sich beim Bienenvolk folgende Bau- und Reaktions-Schemata:

Weiselrichtiges Volk.

Normale Erneuerung der ♀:

- a) Mit Volksteilung; b) Ohne Vtlg.
Bau der Weiselzelle.

Eiablage.

Fütterung der Larve
m. Königinnenfuttersaft.

Im Spätsommer an den Wabenrändern Bau von normalen Weiselnäpfchen, die nie zur Königinnenheranzucht benutzt werden.

Weiselloses Volk.

Aufzucht von Nachschaffungsköniginnen.

Arbeiterinnenzellen m. Eiern oder Larven.

Umbau des äußeren Zellteils einer
♀-Zelle m. Larve.

Nach dem Umbau Fütterung der bisher
arbeiterinnenmäßig gepflegten Larve m.
Königinnenfuttersaft.

Im brutlosen, weisellosen Volk Bau von
stark verdickten Weiselnäpfchen auf
Arbeiterinnenzellen an der Waben-
oberfläche.

ZUR FRAGE DER SPERMAÜBERTRAGUNG BEI DER BIENENKÖNIGIN

von

Friedrich RUTTNER

*Außenstelle der Bundesanstalt für Bienenkunde Wien an der Biologischen Station,
Lunz am See (Österreich).*

Bei der Kopulation von Bienenkönigin und Drohn gelangt das ejakulierte Sperma durch die enge Vaginalpassage und durch einen jetzt geöffneten Ventilmechanismus zunächst in die beiden weit dehnbaren lateralen Ovidukte, bevor es in die Spermatheka transferiert wird. Der unmittelbar nachher ejakulierte Schleim koaguliert sofort an der Luft und verschließt zusammen mit Teilen des abgerissenen Drohnenpenis (Chitinteile des Bulbus und zerfetzte Reste des häutigen Penis) als « Begattungszeichen » die Hinterleibsöffnung der Königin. Solange dieser Verschluß besteht, erscheint eine nochmalige Begattung der ♀ unmöglich. Nach den Beobachtungen von ALBER, JORDAN, RUTTNER und RUTTNER (1) wird das Begattungszeichen allerdings gewöhnlich schon wenige Minuten nach Rückkehr der Königin vom Hochzeitsflug herausgepreßt und abgestreift, und bei vielen ♀♀ scheint dies schon vorher geschehen zu sein, da trotz nachweisbarer Insemination kein Begattungszeichen festgestellt worden war. In einer viel zitierten Arbeit von SAIDA IS'HAK OGLY (2) war jedoch die Behauptung aufgestellt worden, der Generationstrakt der ♀ sei nach einer Kopulation durch 48—60 Stunden mit Schleim und Sperma verlegt. Dadurch ergab sich ein Widerspruch zu den Feststellungen einer wirksamen zweiten Insemination auf einem Ausflug längstens 1 1/2 Stunden nach dem ersten (1) oder sogar auf ein und demselben Ausflug (TABER, 3). Es ergab sich somit die Notwendigkeit, den Vorgang der Insemination nochmals eingehender zu untersuchen.

Auf einem Schnitt durch eine frischbegattete ♀ (Abb. 1) erscheinen die beiden lateralen Ovidukte stark mit Sperma gefüllt. Zwischen den dicht in verschlungenen Bündeln gelagerten Spermien befindet sich in geringen Mengen ein muköses Intermedium, das aber nach seinem färbetaechnischen Verhalten deutlich von dem reinen, koagulierenden Schleim des Begattungszeichens zu unterscheiden ist. Caudad reichen diese Spermienmassen durch den medianen Ovidukt bis in die Gegend der Vaginalpassage, oft auch noch weiter bis über das Orificium vaginae hinaus in die Bursa copulatrix. Dort findet sich eine Übergangszone, in der das Sperma mit koagu-

lierendem Schleim vermischt ist. Erst von hier an ist reiner Mucus vorhanden, der sich regelmäßig auch in die Seitentaschen der Bursa copulatrix und in die Falten in der Wandung der Stachelkammer erstreckt. Die Chitinspangen des Bulbus ragen gewöhnlich über die Spitze des letzten Tergites, diesem wie ein Schuhlöffel eng anliegend, nach außen hervor; gelegentlich sind sie aber bis in eine der Seitentaschen gelangt, womit sich diese auch funktionell als Teile der Bursa copulatrix erweisen.

Mit dem Begattungszeichen werden alle diejenigen Massen entfernt, die durch den koagulierten Schleim zu einem einheitlichen festen Körper verbunden sind. Nur in den Seitentaschen der Bursa und in den Falten der Stachelkammer bleiben Schleimreste zurück. Die Lösung des Begattungszeichens von der Spermaflüssigkeit erfolgt in der Gegend der Übergangszone (meist in der Vaginalpassage) also dort, wo das kompakte Koagulum sein Ende findet. Das in den vorderen Vaginalabschnitten und im medianen Ovidukt verbleibende Sperma setzt als relativ flüssige Masse einer weiteren Insemination keinen Widerstand entgegen. Die Dehnbarkeit der gefalteten Wände der lateralen Ovidukte ist so groß, daß diese das gesamte Sperma mehrerer ♂♂ aufnehmen können.

Eine nochmalige Insemination ist also unmittelbar nach Entfernung des Begattungszeichens anatomisch ohne weiteres möglich.

DIE FÜLLUNG DER SPERMATHEKA

Gleichzeitig mit der Abstoßung des Begattungszeichens beginnt der Prozeß der Transferierung des Spermas in die Samenblase.

Bei der Rückkehr der ♀ vom Hochzeitsflug enthält die Spermatheka nur wenige Samenfäden. Etwa 3 Stunden später ist schon eine beträchtliche Füllung festzustellen, die etwa $1/4$ — $1/3$ des maximalen Füllungsgrades betragen kann (Abb. 2); die anfangs diffus in der vorhandenen Flüssigkeit verteilten Samenfäden beginnen sich zu dieser Zeit in Bündeln anzuordnen und damit die Struktur anzudeuten, die in der Samenblase einer lebenden ♀ anzutreffen ist. Die Dauer des Füllungsprozesses hängt offenbar stark vom Grade der Insemination ab, der während eines Ausfluges erreicht wurde. Manchmal sieht man schon 8—12 Stunden nach dem Hochzeitsflug eine gute Füllung der Samenblase; in andern Fällen ist die Spermatheka auch nach 24 Stunden, bei bereits entleerten Ovidukten, nur sehr schwach gefüllt und es sind offenbar noch weitere Ausflüge nötig, um eine ausreichende Füllung herbeizuführen.

Sehr eigenartig und komplex ist der Vorgang der Überführung des Spermas aus den Ovidukten in die Spermatheka. Bisher wurde fast allgemein eine aktive Einwanderung des Spermas in die Samenblase angenommen, ausgelöst durch chemotaktische Reize von seiten des alkalischen Sekretes der Samenblasendrüse. Auf Grund einer Anzahl von ♀♀, die in bestimmten Abständen nach der Paarung fixiert und an Hand von Serienschnitten

untersucht wurden, und auf Grund des Verhaltens der ♀ nach der Paarung, ergibt sich jedoch ein wesentlich anderes Bild.

Nach einer Kopulation klaffen die sonst die Genito-analkammer verschließenden letzten Sklerite auseinander — auch dann, wenn das Begattungszeichen schon vorher abgestreift worden war. Der Stachelapparat ist caudad gerückt, sodaß der bisher verborgene Stachel über das Tergum hervorragt. Die ♀ bewegt sich jetzt viel langsamer und schwerfälliger als vor dem Hochzeitsflug. In Abständen von etwa 1—2 Minuten bleibt sie stehen, mit eingekrümmten Abdomen, durch den Körper läuft ein Zittern. Es ist schwer zu entscheiden, ob es sich um ein aktives « Pressen » handelt — rein deskriptiv sieht der Vorgang ganz ähnlich aus — oder um vorwiegend reflektorische Kontraktionen. Funktionell handelt es sich jedenfalls um ein Pressen, denn zur gleichen Zeit werden aus der Genitalöffnung gelblich-weiße, stiftförmige Körper von etwa 1 mm Länge abgestoßen. Wie TRJASKO (4) als erste festgestellt hat, bestehen diese Körper aus eingetrocknetem Sperma und Schleim. In den ersten Stunden nach der Paarung wird auf diese Weise ein ganz beträchtlicher Teil des in den lateralen Ovidukten gelagerten Spermas wieder ausgeschieden. Die Lockerung und Abstoßung des Begattungszeichens erfolgt auf ganz dieselbe Weise. Zwischen den krampfhaften abdominalen Kontraktionen sind kurzdauernde maximale Spreizungen der beiden letzten Sklerite zu beobachten; dabei wird durch die Basis des starren Stachelapparates das Orificium vaginae komprimiert und die darin steckenden Sperma- und Schleimkörper abgequetscht und herausluxiert.

Schnittpräparate von ♀♀, die in dieser Phase konserviert wurden, führten zu einem besseren Verständnis dieses zunächst rätselhaften Verhaltens. Der Zugang aus der Bursa copulatrix zu den lateralen Ovidukten ist durch ein System von Falten, Taschen und muskulären Verschlüssen sehr kompliziert gestaltet. Die enge Vaginalpassage führt in einen relativ weiten (bzw. distendierbaren) Hohlraum, die *Vaginalkammer*. In ihrer Mitte ragt, auf einer queren Falte sitzend, die zungenförmige *Valvula vaginalis* (Scheidenklappe). Die Bedeutung dieser Klappe bei der natürlichen und künstlichen Insemination hat H. LAIDLAW (5) beschrieben. Im Ruhezustand befindet sich die *Valvula vaginalis* in aufrechter Stellung (Abb. 3a). Unmittelbar nach der Copula ist sie stark in kranialer Richtung geneigt; auf diese Weise gibt sie dem einströmenden Sperma den Weg frei. Beim Zusammenkrümmen des Abdomens legt sich ihre Kuppe (unter zieh-harmonikaartiger Verkürzung der gesamten Vagina) vor das kraniale Ende der Vaginalpassage, auf diese Weise einen Ventilverschluß bildend (Abb. 3b).

Die Vorderwand der Vaginalkammer gehört schon dem medianen Ovidukt an, und zwar dessen kaudalen, dorso-ventral gerichteten Ast. Der kraniale, fast waagrecht nach vorne laufende Ast des medianen Ovidukts ist in mächtige Muskelzüge eingebettet. Funktionell und topographisch sind drei Hauptgruppen dieser Muskulatur zu unterscheiden (Abb. 3; Einzelheiten sind den Arbeiten von SNODGRASS, 6, und LAIDLAW, 5, zu



Abb. 3. — Funktion der «Spermapresse». Muskulatur schematisiert und nur teilweise eingezeichnet. Dr = Spermathekadrüse; m.O. = medialer Ovidukt; Sp. = Spermatheka; St.P. = Stigmenplatte; Vv = Vaginalkammer; Vp = Vaginalpassage; Vv = *Valvula vaginalis*; die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 1.

ERKLÄRUNG DES BILDES.

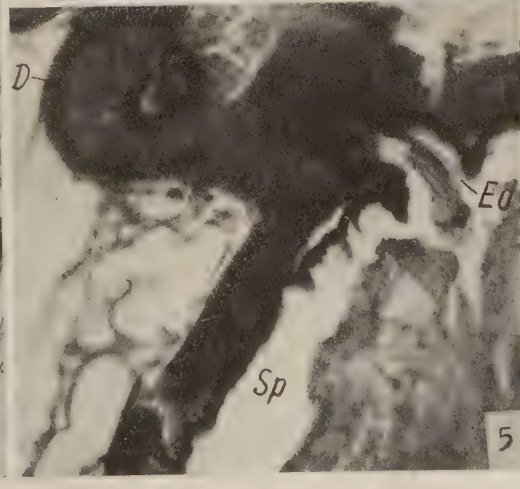
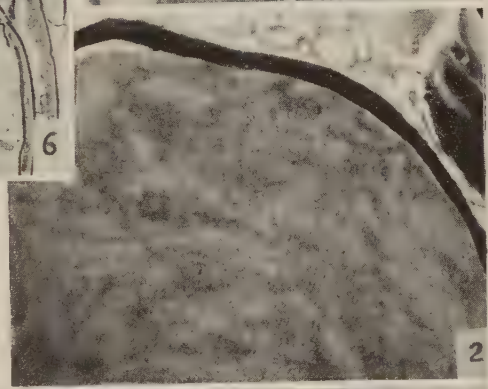
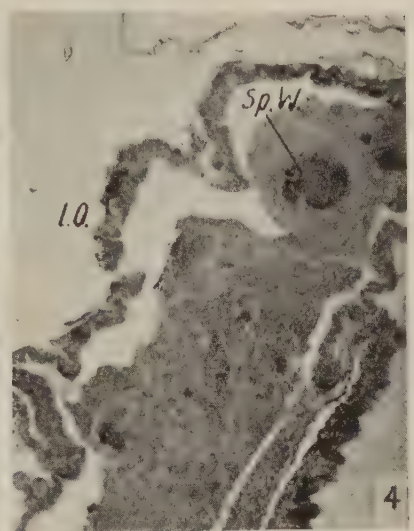
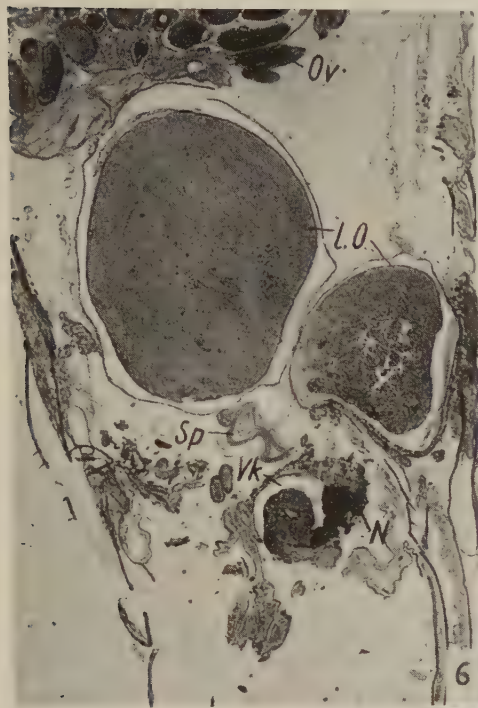
Abb. 1. — Frontalschnitt durch die kaudale Abdomenhälfte einer Bienenkönigin kurz nach der Paarung. B.c. = Seitentasche der *Bursa copulatrix*, gefüllt mit Schleim; D = *Ductus spermaticus*; I.O. = laterale Ovidukte, gefüllt mit Sperma; M = Muskulatur des medianen Oviduktes; Muc. = koagulierter Schleim (= „Begattungszeichen“); O.v. = *Orificium vaginae* (Grenze zwischen Sperma und Schleim); P = chitinoser Bulbus des Drohnenpenis.

Abb. 2. — Ausschnitt aus der Spermatheka einer Königin, 3 Stunden nach der Paarung.

Abb. 4. — Aktive Spermien in den lat. Ovidukten (I.O.) 3 Stunden nach der Paarung. Dunkle Flecken = Konglomerate von Spermienköpfen. Sp.W. = Spermienwirbel.

Abb. 5. — Einmündung des *Ductus spermaticus* (Ed) in die Spermatheka (Sp), 2 Stunden nach der Paarung. D = Querschnitt des D. sperm. in der Gegend der Breßlauschen Samenpumpe.

Abb. 6. — Frontalschnitt durch das Abdomen einer jungen ♀ mit Legestörung. N = Gewebnekrose in der Vaginalwand; I.O. = lat. Ovidukte gefüllt mit nekrotischem Sperma; Ov = Ovar mit gereiften Eiern; Sp = fast leere Spermatheka (als Artefakt kollabiert); Vv = Vaginalkammer mit nekrotischem Sperma- und Schleimpfropf.



entnehmen) : 1 a) Longitudinale Faserbündel, die in kranialer und kaudaler Richtung von Antecosta und Intersternalmembran zur Ventralseite des medianen Ovidukts ziehen. — 1 b) Semicirkuläre, dorso-ventrale Bündel, die, ebenfalls von Antecosta und Intersternalmembran kommend, den medianen Ovidukt umgreifen und vielfach jenseits der Mittellinie auf seiner Dorsalseite ansetzen. — 2. Tergo-ventrale Bündel zwischen der Stigmenplatte des Stachelapparates und der Dorsalseite des medianen Ovidukts.

Weitere von der Antecosta entspringende Muskelzüge bilden den Kern der Scheidenklappe.

Dieser auffällig mächtige Muskelapparat um den kranialen, im Querschnitt sehr engen Ast des medianen Ovidukts besitzt eine sehr wichtige Sphinkterfunktion für die lateralen Ovidukte. In diesen weiten, faltigen Säcken werden bei der Jung-♀ die Spermien gespeichert, bei der legenden ♀ können sie reife Eier aufnehmen ; die enge Sphinkterpassage des medianen Ovidukts bildet einen sehr wirksamen Verschuß, der nach den Experimenten von W. FYG (7) offenbar durch cerebrale Impulse gesteuert werden kann.

Zusammen mit der übrigen Muskulatur des Abdomens und des Genitaltraktes der ♀ spielt dieser Muskelapparat aber auch eine sehr große Rolle bei der Überführung des Spermas aus den lateralen Ovidukten in die Spermatheka. Schon in den ersten Stunden nach der Kopulation lassen sich an den Spermien in den lateralen Ovidukten deutliche Zeichen von Aktivität erkennen. Frische Spermien in einem ihnen zusagenden alkalischen Intermedium zeigen die Tendenz, sich mit den Köpfen an einer festen Oberfläche festzusetzen. Bei entsprechend dichter Lagerung — sehr oft sitzen die Spermien Kopf an Kopf — ergibt sich zwangsläufig eine Synchronisierung der Bewegung und gleichzeitig eine Parallellagerung der Geißeln. In den Ovidukten wandern die Spermien einzeln aus dem anfänglichen Spermakonvolut aus und lagern sich in der geschilderten Weise parallel zur Wand der Ovidukte, mit den Köpfen am Epithel. Im Zentrum aber lagert sich — in Ermangelung einer andern festen Oberfläche — gelegentlich Spermienkopf an Spermienkopf. Durch die Aktivität der sich auch hier parallel orientierenden Geißeln gerät diese ganze Spermienansammlung in rotierende Bewegung, sodaß man ganz eigenartige Wirbelbildungen zu sehen bekommt (Abb. 4).

Die an der Oberfläche parallel zur Oviduktwandung orientierten Spermien werden durch Kontraktionen der longitudinalen Muskelfasern der lateralen Ovidukte in den medianen Ovidukt und in die Vaginalkammer geschoben. Sie gelangen auf diese Weise auch in die trichterförmige Öffnung des Ductus spermaticus in der Kuppel dieses Raumes — wobei sich ganz von selbst eine Orientierung der Köpfe in Richtung der Spermatheka ergibt. Bei den kräftigen Kontraktionen des Abdomens wird die Öffnung zur Vaginalpassage in der oben beschriebenen Weise durch die Scheidenklappe (allerdings nur unvollkommen) verschlossen. Durch gleichzeitige Kontraktion der zirkulären Muskulatur des medianen Ovidukts wird das Sperma aus der Vaginalkammer durch den engen Ductus sperma-

ticus in das Receptaculum seminis gepreßt („Spermapresse“). In der nur 20—25 μ weiten Lichtung des Ductus liegen die Spermien eng aneinandergepreßt wie die Drähte in einem Kabel, in der Samenblase verteilen sie sich unter leichter Wirbelbildung zunächst diffus (Abb. 5). Ein Teil des Spermas wird durch die nur unvollständig verschlossene Vaginalpassage nach außen gepreßt. Bei Nachlassen des Druckes und Erweiterung seines Lumens füllt sich die Vaginalkammer erneut mit Spermien.

Eine Reihe von Beobachtungen spricht gegen eine aktive, chemotaktisch gelenkte Einwanderung des Spermas in die Spermatheka: 1. Sobald die Schubkräfte in den lateralen Ovidukten erlahmen, orientieren sich die Spermien in beschriebener Weise auch in entgegengesetzter Richtung. — 2. Das stundenlange „Pressen“ der ♀ nach der Copula ist in jedem Fall zu beobachten. — 3. Die Spermien sind im Ductus spermaticus so dicht gelagert, daß eine individuelle Eigenbewegung unmöglich erscheint (Abb. 5). — 4. Eine weitgehende Füllung der Spermatheka in 3—6 Stunden ist bei aktiver Wanderung durch den sehr engen Ductus spermaticus undenkbar.

Die Überführung des Spermas von den lateralen Ovidukten in die Samenblase erscheint demnach als Kombination von aktiven und passiven Vorgängen.

Diese Auffassung erfährt durch Beobachtungen an einem pathologischen Fall ihre Bestätigung. Eine ♀, die nach mehr als 6 Wochen in einem Begattungsvölkchen noch keine Eier legte, zeigte bei der Untersuchung stark aufgetriebene Ovidukte wie bei einer frisch begatteten ♀. Auf den Schnitten ist zu erkennen, daß es sich in den Ovidukten tatsächlich um in Zersetzung begriffene Spermamassen handelt (Abb. 6). Die Spermatheka enthält nur eine geringe Anzahl von Spermien. Im vorderen Abschnitt der Scheide, kaudal der Scheidenklappe, finden sich umschriebene nektrotische (melanotische) Veränderungen, die offenbar zu einer Störung der Muskelfunktion geführt und sowohl die Beförderung des Spermas in die Samenblase wie nach außen verhindert hatten. Würden die Spermien aktiv in die Spermatheka einwandern, so müßte sie bei dieser ♀ normal gefüllt sein, da die Verbindung zwischen Ovidukten und Spermatheka nicht unterbrochen war.

Infolge der aktiven Auswanderung der Spermien aus der Spermamasse der lateralen Ovidukten finden sich dort 6—18 Stunden nach dem Hochzeitsflug nur mehr wenige Samenfäden an der Wandung, während im Zentrum ein Schleimrest, gemischt mit einzelnen Spermatozoen, zurückbleibt. Da die während eines Hochzeitsfluges aufgenommene Spermamenge sehr verschieden groß ist, variiert auch die Zeit bis zur völligen Entleerung der Ovidukte sehr stark. Im allgemeinen ist der Genitaltrakt der ♀ 24 Stunden nach einer Begattung frei von Sperma und Schleim. Da zu diesem Zeitpunkt die Spermatheka oft nur ungenügend mit Sperma gefüllt ist, versteht man die Notwendigkeit zu weiteren Hochzeitsflügen an den folgenden Tagen.

ZUSAMMENFASSUNG

Zum Studium des Inseminationsvorganges wurde eine Anzahl von ♀♀ unmittelbar nach der Paarung oder 2—24 Stunden später konserviert und zum Teil an Hand von Serienschnitten untersucht. Es zeigte sich, daß der an der Luft sehr rasch erstarrende Schleim nie weiter als bis in das orificium vaginae reicht und mit dem Begattungszeichen schon kurze Zeit nach der Copula abgestoßen wird. Nach Entfernung des Begattungszeichens bestehen also keine anatomischen Schwierigkeiten für eine nochmalige Besamung.

Die Spermatozoen zeigen infolge einer charakteristischen Reaktion die Tendenz, sich parallel anzuordnen, so auch in der Kuppel des medianen Oviduktes an der Stelle des Abganges des Ductus spermaticus. Durch den engen Gang wird das Sperma aber passiv in die Spermatheka gepreßt. Die Bedeutung der *Valvula vaginalis* und der überaus kräftigen Sphinktermuskulatur für diesen Vorgang wird beschrieben. Die Beobachtung eines pathologischen Falles, bei dem die Füllung der Samenblase unterblieb, erbrachte eine Bestätigung dieser Auffassung.

Die Zeit, die für die Entfernung des während eines Hochzeitsfluges in die Ovidukte gelangten Spermas erforderlich ist, zeigt von ♀ zu ♀ beträchtliche Schwankungen, ist aber für die Möglichkeit weiterer Paarungen ohne Belang. 5 Stunden nach der Paarung enthielten die Ovidukte oft noch erhebliche Spermamassen, nach 24 Stunden waren sie aber in allen untersuchten Fällen frei von Sperma und Schleim.

LITERATUR.

- 1) 1955. ALBER (M.), JORDAN (R.), RUTTNER (F. und H.). — Von der Paarung der Honigbiene (*Z. f. Bienenforsch.*, **3**, 1-28).
- 2) 1936. IS'HAK OGLY (S.). — *Diss.*, Berlin.
- 3) 1954. TABER (ST. III). — The frequency of multiple mating of queen honey bees (*J. Econ. Entomol.*, **47**, 995-998).
- 4) 1951. TRJASKO (W. W.). — Die Zeichen der Besamung der Bienenkönigin (Russ.) (*Ptschelowodstwo*, **11**, 25-31).
- 5) 1944. LAIDLAW (H.). — Artificial insemination of the queen bee (*Apis mellifera* L.): Morphological basis and results (*J. Morph.*, **74**, 429-465).
- 6) 1933. SNODGRASS (R. E.). — Morphology of the insect abdomen, P. II. The genital ducts and the ovipositor (*Smiths. Miscell. Coll.*, **89** [8], 1-148).
- 7) 1943. FYG (W.). — Experimentelle Untersuchungen über den Eilegeakt der Bienenkönigin (*Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **18**, 493-521).
- 8) 1954. RUTTNER (F. u. S.). — Über die Paarung der Bienenkönigin (*Österr. Imker*, **4**, 12-14 u. 27-30).

Summary.

As in the main anatomical objections have been made against the possibility of multiple mating, it seemed necessary to re-examine the intake of sperma in the

oviducts and into the spermatheca, multiple insemination under natural conditions having been proved by means of genetic tests. A number of queens were fixed immediately or 2 to 24 hours after mating and studied by dissection and histological sections.

It is shown that the coagulating mucus never extends farther than to the vaginal orifice and that it is extruded together with the mating sign a short time after the copula. The spermatozoa, owing to a characteristic reaction, have the tendency to arrange themselves parallelwise, for example also within the copula of the median oviduct near the origin of the spermathecal duct. Through the narrow passage however the sperma is pressed passively into the spermatheca. The importance of the valve fold and of the very vigorously developed musculature in regard to this process is discussed. The observation of a pathological case where the sperma failed to reach the spermatheca might contribute to the evidence for this interpretation.

The time which is needed to eliminate the sperma taken up into the oviducts during the one mating flight varies considerably between one queen and another; but it is without importance as to the possibility of further matings. 5 hours after mating the oviducts may contain considerable masses of sperma. 24 hours later generally they are emptied of sperma.

Résumé.

Contre l'accouplement multiple de la reine, on a invoqué surtout des causes anatomiques. Mais il y a peu de temps fut fournie la preuve génétique de l'insémination multiple. Il était indispensable de vérifier comment le sperme est transporté par l'oviducte à la spermathèque de la reine. Nous avons donc tué plusieurs reines tout de suite après l'accouplement, d'autres deux à vingt-quatre heures après, pour les examiner en pratiquant des coupes en série.

La sécrétion spermatique (mucus), se figeant rapidement à l'air, n'avance jamais plus loin que jusqu'à l'avant-cour du vagin. Après la copulation elle est vite rejetée, ainsi que le signe de copulation. Les spermatozoïdes, montrant une réaction caractéristique, cherchent à se grouper parallèlement et montrent la même tendance dans la coupole de l'oviducte médian en quittant le *ductus spermaticus*. A travers le corridor rétréci, le sperme est passé de force dans la spermathèque. L'importance de la *valvula vaginalis* et de la musculature très puissante du sphincter est soulignée. Un cas pathologique — la spermathèque ne fut pas remplie — confirma notre conception.

Quant au temps nécessaire pour repousser le sperme de l'oviducte, il diffère beaucoup selon la nature de chaque reine. Mais cela n'a aucune importance pour la possibilité d'autres accouplements. Après cinq heures, souvent il y a encore des masses de sperme dans les oviductes. Après vingt-quatre heures, les oviductes ne contiennent plus de sperme.

II

NOUVELLES DE L'UNION

COMPTE RENDU DE L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SECTION FRANÇAISE DE L'U. I. E. I. S. PARIS, 11 FEVRIER 1956

Pour des raisons diverses, l'Assemblée générale administrative de la Section française n'a pu avoir lieu en 1955, date de l'expiration des pouvoirs du Bureau élu en 1951. Elle s'est tenue à la date du 11 février 1956, au laboratoire d'Évolution des Êtres Organisés à Paris.

Présents :

M^{me} BAZIRE, MM. BOISTEL, BONNEVILLE, BUCHLI, M^{me} BUSNEL, M. CHAUVIN, M^{lles} CLÉMENT, COUSIN, MM. DESCHAMPS, GOILLOT, GRISON, LAVIE, LE BERRE, LE MASNE, NOIROT, M^{lle} PAIN, MM. REMAUDIÈRE, RICHARD, VAYSSIÈRE, VERRON, VUILLAUME. M. GRASSÉ, malade, s'était excusé.

Président de séance : M. VAYSSIÈRE.

Secrétaire : M. RICHARD.

Ordre du jour :

1^o Compte rendu d'activité du Bureau sortant.

2^o Compte rendu de gestion financière.

3^o Élection du Bureau.

4^o Communication scientifique de M. R. Chauvin :

« Les stimuli-clés chez l'Abeille ».

I. — COMPTE RENDU D'ACTIVITÉ DU BUREAU SORTANT

Sections étrangères.

M. Richard informe les membres de la section française de l'état des sections étrangères ; en particulier, le fait le plus intéressant des derniers mois est la création d'une section britannique sous la présidence de

M. Carthy (M. Butler, secrétaire). D'autre part, M. Novak s'occupe actuellement de créer une section tchécoslovaque.

M. Noirot demande si on a créé des sections autonomes dans les dominions britanniques. M. Richard doit rencontrer M. Carthy dans le courant du mois d'avril et règlera cette question avec lui.

Bulletin.

Les communications du Congrès de Würzburg, pour des raisons financières, ne peuvent être publiées que dans le cadre du bulletin et non en numéro spécial comme il avait été prévu primitivement. Les deux premiers numéros de 1956 y seront consacrés. Le premier est actuellement au tirage et doit sortir courant mars. Les épreuves de mise en pages du second sont en cours de distribution aux auteurs ; il sortira de l'imprimerie courant avril. Actuellement, le n° 3 (qui doit paraître en juillet) est entièrement composé et plusieurs articles du n° 4 le sont également (parution en octobre). Nous avons donc pu reprendre un rythme normal de parution après un léger fléchissement en 1955.

Congrès d'Entomologie.

M. Vayssière espère entreprendre très bientôt un certain nombre de démarches, en accord avec M. Grassé, pour obtenir des subventions.

M. Noirot informe l'Assemblée des conditions de voyage qu'il a pu obtenir de la part de compagnies de transport. En particulier, Air France peut fréter un avion spécial à demi-tarif à la seule condition de trouver 62 personnes pour l'occuper.

M. Richard lit une lettre reçue du secrétaire du Congrès d'Entomologie en réponse à une demande faite par lui concernant la participation officielle de l'U. I. E. I. S. au Congrès.

L'Assemblée discute de la forme de participation puisque le secrétaire propose soit de faire une section autonome, soit de tenir des symposia dans le cadre des activités d'une autre section. M. Schneirla proposait par lettre à M. Richard de tenir deux symposia, l'un organisé par un président nord-américain, l'autre par un président européen. Chacun d'eux durerait une demi-journée.

M. Buchli, M. Vayssière sont partisans d'une section autonome dans le Congrès. Mais plusieurs personnes font remarquer certaines difficultés d'organisation d'une section générale à cause de la proximité du Congrès de Würzburg (1955) et du Congrès de Paris (1957).

Après discussion à laquelle prennent part tous les présents, il est décidé que la participation officielle de l'Union au Congrès se fera sous la forme proposée par M. Schneirla, mais, étant donné que le nombre de rapports

n'est pas encore connu, le temps consacré à chaque symposium sera fixé plus tard.

La section française propose M. Grassé comme président du symposium européen et propose comme sujet de symposium :

« Les constructions chez les Insectes Sociaux ».

M. Richard fait remarquer toute l'importance de la participation officielle de l'Union au Congrès d'Entomologie : c'est au précédent Congrès (Amsterdam, 1950) que l'idée d'une telle Union internationale a pris corps.

Congrès de Paris 1957.

M. Grassé a proposé à Würzburg que le prochain Congrès de l'U. I. E. I. S. ait lieu à Paris en 1957. Cette proposition a réuni l'unanimité. A cette date doit se poser le problème du renouvellement du Bureau international.

En conséquence, une réunion préliminaire d'organisation s'est tenue le 7 novembre (MM. Grassé, Chauvin, Louveaux, Noirot, Richard).

On propose que le Congrès se tienne du 9 au 13 juillet et qu'il comporte 6 séances de travail, une excursion d'après-midi à Fontainebleau et une excursion de fin de Congrès dans l'Ouest ou le Sud-Ouest.

Chaque membre actif devrait donner une cotisation de 10 dollars, les membres accompagnants (pour qui un programme spécial est prévu) payeraient 5 dollars. Ces cotisations permettraient l'impression des communications dans un volume spécial.

Les réponses reçues par M. Richard (Allemagne, Grande-Bretagne en particulier) sont favorables au programme prévu. Mais les discussions sont en cours dans les sections nationales. Une préférence semble se dessiner pour l'excursion de fin de Congrès dans le Sud-Ouest (Dordogne-Périgord).

L'Assemblée insiste sur la nécessité d'organiser une seule réunion de communications à la fois ; M. Buchli demande qu'on prévoie une séance de films et de démonstrations. M^{lle} Cousin pense que les films peuvent être incorporés aux communications. La date du 9 au 13 juillet est approuvée par tout le monde, sous réserve qu'elle soit acceptable par les collègues étrangers.

II. — COMPTE RENDU DE GESTION FINANCIÈRE

M^{lle} Clément lit son rapport, qui conclut à une encaisse de 135 084 francs (recettes 572 177 francs, dépenses 437 093 francs). Les rentrées sont devenues dans l'ensemble assez régulières, sauf pour certaines sections qui restent encore en retard.

L'Assemblée approuve le compte rendu de gestion.

III. — ÉLECTION DU BUREAU

M. Vayssière informe ses collègues que, les pouvoirs du Bureau arrivant à expiration, il faut élire de nouveaux représentants. Après discussion, l'Assemblée désigne ainsi qu'il suit son Bureau pour le nouvel exercice :

Président : M. Grassé.

Secrétaire : M. Richard.

Trésorière : M^{lle} Clément.

M. P.-P. Grassé, président, et M^{lle} Clément, trésorière, auront tout pouvoir pour effectuer toutes opérations auprès du Centre de Comptes chèques postaux dès la date de leur élection.

M. Chauvin exprime le souhait que le Bureau élu organise trois ou quatre fois par an des réunions scientifiques comportant des discussions et des présentations de matériel.

IV. — COMMUNICATION SCIENTIFIQUE

« Les stimuli-clés chez l'Abeille », par M. R. Chauvin.

TRAVAUX DES MEMBRES DE L'UNION

NOIROT (Ch.). — 1955. **Recherches sur le Polymorphisme des Termites supérieurs (Termitidae).**

(*Ann. Sci. Nat., Zoologie*, 17, p. 399-598).

Ce travail a pour objet d'étudier en détail les étapes du développement post-embryonnaire aboutissant aux différentes castes.

Le développement des imagos ailés s'effectue d'une façon uniforme dans toute la famille et comporte six mues ; au contraire, la différenciation des neutres montre une grande diversité.

1. Chez *Nasutitermes arborum*, pris comme exemple, les ouvriers apparaissent après deux stades larvaires ; après la première mue, les larves ♀ sont plus grandes que les ♂, et ce dimorphisme sexuel est plus accusé chez les ouvriers. Les ouvriers continuent à muer : les grands ouvriers (♀) passent ainsi par 3 ou 4 stades successifs, suivant les colonies ; les petits ouvriers (♂) donnent surtout des soldats, mais aussi des petits ouvriers du stade II. Les soldats sont tous du même sexe, soit ♂ (la plupart des *Nasutitermitinae*, *Sphaerotermites*), soit ♀ (la plupart des *Termitinae* et des *Macrotermitinae*). Ils proviennent le plus souvent d'ouvriers, parfois de larves. Le nombre des mues que peuvent subir les ouvriers varie d'une espèce à une autre, et souvent d'un sexe à l'autre chez une même espèce.

2. Dans les autres espèces de *Termitidae*, on observe des faits analogues. Il y a deux stades larvaires précédant les ouvriers, sauf chez les *Macrotermitinae* où il y en a trois. Un dimorphisme sexuel dans la taille, visible dès la première mue, est très fréquent. La plupart du temps, les soldats sont tous du même sexe, soit ♂ (la plupart des *Nasutitermitinae*, *Sphaerotermites*), soit ♀ (la plupart des *Termitinae* et des *Macrotermitinae*). Ils proviennent le plus souvent d'ouvriers, parfois de larves. Le nombre des mues que peuvent subir les ouvriers varie d'une espèce à une autre, et souvent d'un sexe à l'autre chez une même espèce.

3. Après avoir résumé l'évolution des gonades chez les neutres, l'auteur aborde le problème de leur stérilité ; les ouvriers peuvent, dans quelques espèces, parvenir à la maturité sexuelle, et une telle maturation est décrite chez *Termes hospes*. Les ouvriers apparaissent chez les Termites comme des individus ayant subi un arrêt de différenciation. L'auteur tente de retracer les étapes de leur stabilisation progressive au cours de l'évolution du polymorphisme des Isoptères ; enfin, le déterminisme de la formation des différentes castes est examiné à la lumière des faits exposés.

A Research on the Polymorphism of higher Termites (Termitidae).

This research concerns the detailed study of the stages of postembryonic development, which lead to the formation of the different castes. The development of the alates is the same in the whole family and requires six moults in all. The differentiation of the sterile castes, on the contrary, is different from one species to another.

1. In *Nasutitermes arborum*, for example, the workers appear after two larval instars. After the first moult the female larvae become bigger than the male. This sexual dimorphism is much more visible among the workers.

The workers undergo several moults: The bigger female workers for example can pass through three to four instars, the number varying from one colony to the other. The smaller male workers become generally soldiers. They can however also remain workers and pass through a further moult, becoming thus workers of the second instar. The sex of all soldiers is male. Experimentally it is however possible to obtain female soldiers in groups composed of female workers only. The morphology of the sterile castes is the same among the male and female individuals. In order to know the sex of a sterile animal it is therefore necessary to investigate its genital glands by dissection. The postembryonic development of the entire sex apparatus is described.

2. Similar evolutions have been observed among the other species of Termitidae. With the exception of the Macrotermitinae, where three larval instars occur, everywhere two such instars have been found. A sexual dimorphism by way of a size difference exists also frequently and becomes visible after the first larval moult. In most cases the soldiers belong to one sex only, be it male, as among most of the Nasutitermitinae and *Sphaerothermes*, or female, as among most of the Termitinae and Macrotermitinae. In most of the species the soldiers are developed from workers, some however form them directly out of larvae. The number of moults undergone by the workers varies from one species to another and within the species among the sexes.

3. After a summary of the development of the sex apparatus among the sterile castes the problem of their sterility is examined. Among some species the workers can attain sexual maturity. Such a maturation of the gonads is described for *Termes hospes*. The Termite workers seem to be insects the differentiation of which has been stopped prematurely. The author tries to retrace the different stages of stabilization of the worker caste in the evolution of the Isoptera. Finally the determining factors in the caste formation are examined in the light of the results of the entire research.

Ueber die Kastenbildung bei den höheren Termiten (Termitidae).

Diese Forschungsarbeit befasst sich eingehendst mit dem Studium aller Etappen der postembryonalen Entwicklung, welche zur Formation der verschiedenen Kasten führen.

Die Entwicklung der imaginalen, geflügelten Geschlechtstiere geschieht in der ganzen Familie auf die gleiche Weise und benötigt im ganzen sechs Häutungen. Im Gegensatz dazu ist die Differenziation der sterilen Kasten je nach Art sehr verschieden.

1. Bei *Nasutitermes arborum* zum Beispiel erscheinen die Arbeiter nach zwei Larvenstadien. Nach der ersten Häutung werden die weiblichen Larven grösser als die männlichen; bei den Arbeitern ist dieser Sexualdimorphismus stärker ausgeprägt.

Die Arbeiter machen noch verschiedene Häutungen durch: Die grossen „weiblichen“ Arbeiter zum Beispiel durchlaufen je nach dem Volk drei bis vier Stadien. Die kleinen männlichen Arbeiter werden hauptsächlich zu Soldaten, können aber auch mittels einer weiteren Häutung zu Arbeitern des zweiten Stadiums werden. Die Soldaten gehören alle dem männlichen Geschlecht an. Es ist aber doch möglich, weibliche Soldaten zu züchten, indem man experimentell nur aus grossen weiblichen Arbeiterinnen bestehende Gruppen zusammensetzt. Die Morphologie der sterilen Kasten ist beim männlichen und weiblichen Geschlecht gleich. Um das Geschlecht eines sterilen Tieres zu erkennen, ist es deshalb notwendig, die Gonaden zu untersuchen. Die postembryonale Entwicklung dieses Geschlechtsapparates ist beschrieben.

2. Bei den anderen Termitidae-Arten werden ähnliche Entwicklungsweisen beobachtet. Ausser bei den Macrotermitinae, wo es deren drei gibt, werden überall zwei Larvenstadien beobachtet. Ein Sexualdimorphismus bezüglich Grössenunterschied besteht auch hier meist und wird nach der ersten Häutung sichtbar. In den meisten Fällen gehören die Soldaten alle demselben Geschlecht an, sei es nun männlich wie bei den meisten Nasutitermitinae und *Sphaerothermes* oder weiblich wie bei den meisten Termitinae und Macrotermitinae. In den meisten Fällen entwickeln sie sich aus Arbeitern, in einigen aber direkt aus Larven. Die Anzahl Häutungen, welche die Arbeiter

durchlaufen, können von einer Art zur andern variieren und oft innerhalb der Art auch von Geschlecht zu Geschlecht verschieden sein.

3. Nach einer Zusammenfassung der Gonadenentwicklung bei den sterilen Kasten wird das Problem ihrer Sterilität vom Autor angeschnitten. Bei einigen Arten können die Arbeiter zur Geschlechtsreife gelangen und solch eine Reifung wird für *Termes hospes* beschrieben. Bei den Termiten scheinen die Arbeiter Individuen zu sein, deren Differenziation frühzeitig abgestoppt wurde. Der Autor macht den Versuch, die verschiedenen Etappen der Stabilisation der Arbeiterkaste im Laufe der Entwicklungsgeschichte der Isopteren zu verfolgen. Schliesslich wird auch noch der Determinismus der Kastenformation im Lichte der Forschungsergebnisse untersucht und besprochen.

Published in France.

Le Gérant : GEORGES MASSON.

Dépôt légal 1956 - 2^e trimestre - N^o d'ordre : 6928 - MASSON et C^{ie}, éditeurs, Paris.

Imprimé par l'Imp. Crété, à Corbeil-Essonnes (Seine-et-Oise), France.

Dépôt légal 1956 - 2^e trimestre - N^o d'ordre 6928.

NOTE POUR LES AUTEURS

- 1° *Insectes sociaux* publie des mémoires originaux, des notes ou des revues concernant les problèmes relatifs aux insectes sociaux.
- 2° Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirés à part.
- 3° Les manuscrits doivent être adressés à l'un des membres du Comité de rédaction, qui les transmettra au secrétaire.
- 4° Les textes remis pour l'impression doivent être dactylographiés. Leur forme sera considérée comme définitive, et leur étendue ne pourra pas dépasser 20 pages dactylographiées (*), illustration comprise.
- 5° L'illustration des articles est libre. Toutefois le secrétaire se réserve le droit de demander la suppression des figures dont le nombre serait jugé excessif. Les figures au trait sont à la charge de la revue. Les planches, les photographies sont à la charge des auteurs, à l'exception de celles que le secrétaire jugerait pouvoir prendre au compte de la revue. Les documents doivent être fournis prêts à cliquer.
- 6° Les légendes des figures doivent être indépendantes des documents d'illustration.
- 7° Chaque article doit être accompagné d'un sommaire qui en résume les points essentiels. Il sera joint une traduction de ce sommaire en deux autres langues.
- 8° La disposition de la bibliographie doit être conforme aux règles suivantes de présentation :

Date. Nom (prénom). — Titre de l'article (titre du périodique. Année. Numéro du tome, pages de début et de fin de l'article).

- 9° Les épreuves sont adressées aux auteurs pour correction. Elles doivent être retournées SANS DÉLAI au secrétaire : G. Richard, 105, boulevard Raspail, Paris-VI^e (France).

(*) 28 lignes de 67 caractères par page.

M
& **ie**